STATENS VÄXTSKYDDSANSTALT
MEDDELANDE N:r 44

UNDERSÖKNINGAR

RÖRANDE

Phoma betæ (OUD.) FR.

med särskild hänsyn till en av svampen orsakad stjälkröta på betfröplantor

AV

K. BJÖRLING

Med 62 textfigurer

DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG



STOCKHOLM 1945

STATENS VÄXTSKYDDSANSTALT
MEDDELANDE N:r 44

UNDERSÖKNINGAR

RÖRANDE

Phoma betæ (OUD.) FR.

med särskild hänsyn till en av svampen orsakad stjälkröta på betfröplantor

AV

K. BJÖRLING

Med 62 textfigurer

DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG



STOCKHOLM 1945


Emil Kihlströms Tryckeri A.-B
Stockholm 1945
24358

Innehåll.

Inledning.

Svampen *Phoma betæ* (Oud.) Fr. har under de senaste femtio åren vid olika tillfällen varit föremål för växtpatologiska studier. Några av de viktigaste sjukdomarna på socker- och foderbetor (*Beta vulgaris L.*), nämligen rotbrand och hjärtröta ha sålunda ansetts vara helt eller delvis förorsakade av denna parasitsvamp. Olika uppfattningar om svampens parasitära natur ha dock, särskilt i fråga om hjärtrötan, tid efter annan varit rådande. Flera författare [Krüger & Wimmer (1909, 1927), Schander & Fischer (1915), Hirsch (1937) m. fl.] betrakta den som en sekundärt tillstötande saprofyt utan betydelse för sjukdomens symptom och förlopp.

De hittills samlade erfarenheterna om betrotbrandens och hjärtrötans etiologi visa, att *Phoma betæ* är en av de tre eller flera svampar, som var för sig eller tillsammans genom parasitära angrepp orsaka rotbranden. I fråga om hjärtrötan har det däremot genom undersökningar av Brandenburg (1931 och ff.) klarlagts, att borbrist är den primära sjukdomsorsaken. De tidigare uppfattningarna om *Phoma betæ* som primär parasit [Frank (1892 och ff.), Krüger (1893, 1894), Rostrup (1894)] eller som svaghetsparasit [Gäumann (1925)] ha alltså beträffande denna sjukdom i viss mån måst revideras.

Även om det numera är ställt utom allt tvivel, att betans hjärtröta till sin uppkomst är av fysiologisk natur och att den effektivt kan bekämpas genom tillsats av bor i små mängder, får man dock icke förbise det faktum, att *Phoma betæ* i så gott som samtliga fall av hjärtröta är närvarande i angripna vävnadspartier i de sjuka betorna. Borterapiens enkelhet jämte dess snabba och påtagliga effekt, som med ens och på ett lättfattligt sätt skenbart löst hjärtröteproblemet, bör icke få leda till, att säkra fakta och viktiga, i äldre undersökningar vunna resultat helt ställas i skuggan. I synnerhet gäller detta Gäumanns omfattande och värdefulla arbete (1925), av vilket framgår, att *Phoma betæ* icke kan negligeras vid behandlingen av hjärtröteproblemet. Såväl Gäumanns anatomiska undersökningar som hans fält- och laboratorieförsök visa, att denna svamp, i varje fall i sjukdomens senare skede, verksamt bidrager till fullföljandet av den typiska, icke-parasitärt påbörjade skadegörelsen i blad- och rotvävnaderna. Att särskilja och bedöma huru stor andel av de egentliga hjärtröteskadorna, som belöpa sig på den primära, av borbrist orsakade fysiologiska störningen och på den sekundära, av *Phoma* fullföljda nekrotiserande verksamheten, torde i praktiken vara ogörligt, då *Phoma* kan isoleras från snart sagt alla hjärtröteangripna plantor.

Den roll *Phoma betæ* spelar som primär eller sekundär skadegörare är emellertid icke begränsad till rotbranden och hjärtrötan. I en tredje från

dessa väl skild sjukdomstyp finner man den i nekrotiska fläckar på bladen hos de vanliga betplantorna (förstaårsbetorna). Fläckarna förekomma nästan alltid på de mellersta och yttre (äldsta) bladen, aldrig eller ytterst sällan på »hjärtbladen» [POOL & MC KAY (1915)]. I bladfläckarna finner man regelbundet svampens vegetativa sporhus (pyknider), vilka i denna sjukdomstyp ursprungligen beskrevos under namnet *Phyllosticta betæ* [OUDEMANS (1877)] och senare *Phyllosticta tabifica* [PRILLIEUX & DELACROIX (1891)]. Att *Phyllosticta* på bladen och *Phoma* på rötter eller stamdelar äro identiska organismer har sedermera vid olika tillfällen påvisats [HEDGCOCK (1904), PETERS (1911), EDSON (1915)]. I följande arbeten rörande svampen har namnet *Phoma betæ* (Oud.) Fr. med iakttagande av OUDEMANS' prioritet uteslutande kommit till användning.

En fjärde, föga beaktad sjukdomstyp, i vilken svampen uppgivits medverka, har summariskt beskrivits av FRANK (1898). I detta fall är det fröplantorna, som angripas med mörkbruna fläckar eller strimmor på stjälkarna. En liknande sjukdomsbild har senare observerats på betfröplantor, vilka dessutom företedde borbristsymptom [FERDINANDSEN & BUCHWALD (1936)].

Slutligen förekommer *Phoma betæ* — i form av sporer, mycel eller pyknider — mycket ofta på socker- och foderbetornas frögyttringar. Förekomsten på fröet synes åtminstone beträffande utsäde av europeiskt ursprung vara så gott som regelbunden, under det att i U. S. A. odlat utsäde i vissa fall visat sig vara fritt från svampen [LEACH (1941)].

Av hittills utförda infektionsförsök och fältiakttagelser att döma, skulle *Phoma betæ* vara en fakultativ parasit, som endast under vissa betingelser kan angripa levande vävnader i betorna. I varje fall synes svampen icke kunna intränga genom epidermis på osårade blad hos fullt normala, kraftigt växande betplantor i förstaårsstadiet, för så vitt icke dessa växa på starkt alkalisk jord [GÄUMANN (1925)]. Svampens förekomst i bladfläckar på levande ännu gröna blad framhålles emellertid av SORAUER (1928) som ett bevis på att dess verksamhet ej är enbart saprofytisk. Enligt iakttagelser av POOL & MC KAY är det dock sannolikt att mekaniska skador av något slag (t. ex. av redskap eller insekter) erfordras som infartsvägar för svampinfektionen. Dessa författare ha, som ovan framhållits, dessutom visat att en viss, sannolikt åldersbetingad disposition måste föreligga, i det att endast äldre blad angripas. — Även betrotbranden, i vilken *Phoma betæ* företrädesvis angriper nedre stampartier på de unga groddplantorna, är en utpräglad, av olika miljöfaktorer såsom jordmån och väderlek, reglerad dispositionssjukdom. Infekterade plantor kunna ofta vid en förändring till gynnsammare växtbetingelser övervinna denna sjukdomstyp. En del av dessa rekonvalescerande betplantor bliva dock tydligt tillbakasatta i sin utveckling (kronisk rotbrand?), och det är troligt, ehuru det icke ännu genom försök klarlagts, att betkrop-

pen hos dylika plantor blir kvantitativt och kvalitativt underlägsen. — Det måste emellertid särskilt understrykas, att samtliga dessa iakttagelser hänföra sig till förstaårsbetor; några observationer över hur förhållandet mellan parasit och värdväxt är gestaltat, då den sistnämnda befinner sig i fröstadiet (2. året) föreligga icke.

Vår nuvarande kännedom om etiologien och den ekonomiska betydelsen av de betsjukdomar, i vilka *Phoma betæ* medverkar, ger alltså i stort sett följande bild. Svampens regelbundna förekomst på betfröet medför under vissa betingelser angrepp av rotbrand av stundom allvarlig karaktär. Dess roll som sekundär skadegörare i hjärtrötan är sannolikt icke oväsentlig. De av parasiten orsakade bladfläckarna på förstaårsbetorna bidraga till dess propagation, men äro av ringa eller ingen direkt ekonomisk betydelse. Svampens skadegörelse på fröplantorna och eventuella inverkan på fröavkastningen och fröets kvalitet äro frågor, som hittills icke tillfredsställande utretts. Likaså är det sannolika sambandet mellan sjukdomsbilden på fröbetorna och *Phoma*frekvensen på fröet med åtföljande rotbrandsrisk ej klarlagt.

I de svenska sockerbetfröodlingarna, belägna i kusttrakterna av södra och västra Skåne (Fig. 1), förekommer allmänt en tidigare föga beaktad sjukdom. Den yttrar sig i form av bruna strimmor eller fläckar på fröbetornas stjälkar och torde vara identisk med den redan av FRANK (1898) i korthet omnämnda sjukdomen. Enligt observationer av chefen för Svenska Sockerfabriksaktiebolagets (S. S. A.) fröodlingsanstalt i Landskrona, agronom C. GASSLANDER har sjukdomen från och med de senaste åren av 1930-talet avsevärt tilltagit i styrka och utbredning. Skadegörelsen bedömes vara av allvarlig art bl. a. därför att starkt angripna plantor synas brådmogna med en fröproduktion av mindre god kvalitet och kvantitet. Då sjukdomens orsak ej var känd inrapporterades förhållandet till växtskyddsanstalten och sommaren 1941 fick förf. tillfälle att diagnostisera skadorna. Det konstaterades därvid genom mikroskopisk undersökning att mycel och i vissa fall även pyknider av *Phoma betæ* funnos i de bruna strimmorna på samtliga skadade fröbetstjälkar. Preliminära infektionsförsök på friska plantor visade dessutom att svampen på såväl sårade som osårade stjälkpartier gav upphov till exakt samma sjukdomssymptom som på fröplantorna i angripna odlingar. Då vidare påföljande år en inventering av ett 80-tal sockerbets- och några foderbetsfröodlingar avslöjade, att sjukdomen förekom på samtliga platser i större eller mindre frekvens, ansågs en närmare utredning vara påkallad.

De föreliggande undersökningarna, som utförts under åren 1941—1944 vid växtskyddsanstaltens filial i Åkarp, äro med undantag av en del detaljfrågor och några kompletterande bekämpningsförsök, nu avslutade. Sjukdomen



Fig. 1. De svenska sockerbetsfröodlingarna ligga i kusttrakterna i södra och västra Skåne. Skala 1:1 000 000.

Die schwedischen Zuckerrübensamenzüchtungen liegen in den Küstengegenden des südlichen und westlichen Schonen. Skala 1:1 000 000.

benämnes med hänsyn till huvudsymptomen stjälkröta på betfröplantor. Sjukdomsbilden jämte vissa ytterfaktorers inverkan på denna behandlas i de två första kapitlen. Därpå följer i kap. III ett bidrag till kännedomen om parasitens utvecklingshistoria och morfologi. De vegetativa stadierna (mycel, pyknider) äro visserligen sedan länge kända, men en så väsentlig detalj i svampens utvecklingshistoria som den eventuella förekomsten av ett perfekt, sexuellt stadium är hittills icke tillfredsställande klarlagd. Den i gängse handböcker förekommande uppgiften att *Mycosphærella tabifica* P. & D. skulle utgöra säcksporstadiet av *Phoma betæ* är enl. mina iakttagelser felaktig (Kap. III, 2). Ett annat ur växtpatologisk synpunkt betydelsefullt avsnitt i parasitens biologi, nämligen storleken och beskaffenheten av variationen inom arten, är också hittills så gott som fullständigt outforskad. Med variationen sammanhängande frågor behandlas i det föreliggande meddelandet tämligen utförligt (Kap. IV). Vidare redogöres i kap. V för några bekämpningsförsök med kemiska medel och slutligen diskuteras i kap. VI tillämpningen av olika bekämpningsmetoder.

I. Stjälkrötans sjukdomsbild.

1. Yttre symptom.

De första tecknen på sjukdomen visa sig i fröodlingarna i slutet av juli eller början av augusti. Vid denna tidpunkt är i allmänhet fröbetornas längdtillväxt avslutad, blomningen i stort sett färdig och frösättningen påbörjad. På stjälkarna uppträda bruna, nekrotiska fläckar eller strimmor av växlande storlek och antal. De äro så gott som alltid — i varje fall i sjukdomens tidigare skede — lokaliserade till stjälkarnas nedersta tredjedel, ett förhållande, som förklaras av infektionsförloppets natur (se nedan).

Fläckarnas färg varierar från ljusbrunt över mörkt chokladbrunt — den vanligaste färgtonen till nästan svart. Dessa färgskillnader synas vara betingade dels i mindre grad av olikheter i de olika *Phoma*biotypernas förmåga att bilda pigment, dels och i högre grad av betfröplantorna själva. I en fröodling av detta slag finnas som bekant en mängd olika betbiotyper representerade. Dessa variera icke blott i påfallande morfologiska utan även i fysiologiska egenskaper, av vilka senare t. ex. halten av klorofyll och andra växtfärgämnen tydligt framträda. Många färgskiftningar från ljust till mörkt grönt äro företrädda. I allmänhet föreligger en märkbar parallellitet mellan värdväxtens färgintensitet och svampfläckarnas; på ljusare plantor äro fläckarna företrädesvis ljusbruna, på mörkare plantor mörkbruna eller svarta. Äldre fläckar uppvisa ofta ett ljusgrått eller vitt parti i centrum, i vilket svampens sporhus, pykniderna, äro synliga för blotta ögat eller i varje fall med en svag lupp som små svarta prickar.

Fläckarnas storlek växlar avsevärt; längden från 1 till omkring 25 cm, bredden från ½ till 3 cm. Det är anmärkningsvärt, att man sällan finner fläckar som äro mindre än ½×1 cm; detta förhållande kan emellertid också nöjaktigt förklaras av det sätt varpå infektionen försiggår, vilket i följande avsnitt kommer att beskrivas. Dessa primära fläckar (Fig. 2) utbreda sig huvudsakligen i stjälkarnas längdriktning och antaga efter hand mer och mer karaktären av strimmor. Utbredningshastigheten är mycket varierande och betingad av såväl svamp- som värdväxtbiotyp. Antalet fläckar per planta är beroende av dess morfologiska typ; hos plantor med en enda grov stjälk finner man i regel endast en eller ett par primära fläckar, hos flerstjälkiga plantor däremot ofta ett 20-tal. I allmänhet täcka de enskilda strimmorna på bredden ej mer än en tredjedel eller högst hälften av stjälkens omkrets, men i senare stadier kunna olika strimmor sammanflyta och tillsammans omfatta huvuddelen av plantans stamsystem (Fig. 3). En dylik kraftig

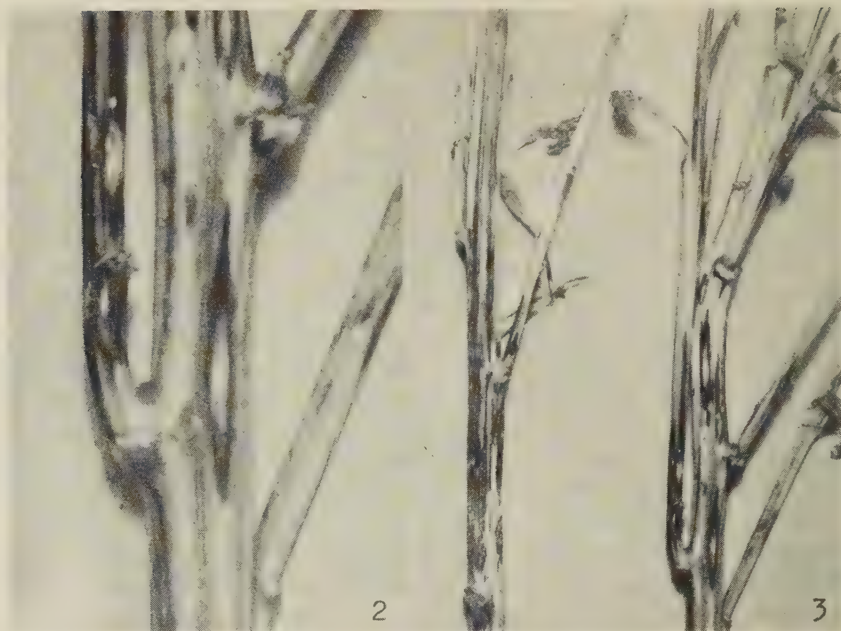


Fig. 2, 3. *Phoma*nekroser på stjälkar av fröplantor.
*Phoma*nekrosen auf Stengeln von Samenpflanzen.

nekrotisering av värdväxten inträffar ej så sällan flera veckor innan betfröets normala mognad, vilket givetvis, även om man endast tar i betraktande minskningen av den assimilatoriska ytan och bortser från de inre skadorna, måste innebära en allvarlig störning av den normala utvecklingen.

Ett karakteristiskt symptom är vidare den så gott som regelbundna förekomsten av svampens sporhus, pyknider, i de nekrotiska fläckarna. Pykniderna bestå av små svartbruna, kägelformade behållare av 0,2–0,4 mm diameter och bildas med början i fläckarnas centrum ibland redan efter 5 à 6 dygn ibland först efter ett par veckor. Pyknidbildningen medför en tillfällig minskning av fläckarnas utbredningshastighet. Efterhand uppkomma pyknider även i fläckarnas perifera delar och på starkt infekterade plantor äro angripna partier redan innan skörden tätt besatta med dessa organ (Fig. 16). Tätheten växlar mycket; ungefärliga mätningar visa en genomsnittlig förekomst av ett 150-tal per cm^2 angripen yta. Då vidare varje *Phoma*pyknid i annat sammanhang [hjärtrötan, FRANK (1895)] har beräknats innehålla cirka 160.000 sporer, förstår man att sporproduktionen på varje angripen fröplanta blir högst avsevärd.

I detta sammanhang kunna några iakttagelser angående smittospridningen till fröet vara värda ett omnämnande. Under tiden mellan skörden av fröplantorna och tröskningen — i regel omkring 14 dagar — då de avskurna plantorna äro uppställda i små skylar på fältet, utbreda sig fläckarna alltmera och pyknidernas antal ökas ytterligare. Är vädret under denna period fuktigt, kunna de ur pykniderna i massor frampressade sporerna genom vind, regnstänk och sannolikt även insekter spridas till och infektera friska stjälkar. Under tröskningen slås många pyknider sönder och sportätheten inom och i närheten av tröskan är mycket stor. Vid ett tillfälle uppfångades på näringsagarplattor med 64 cm^2 yta, exponerade några meter från tröskans agnrör under 5 sekunder, mellan cirka 400 och 900 *Phoma*sporer per platta. Denna enkla mätning avslöjade således en täthet av 1 till 3 sporer per cm^2 och sekund, vilket sannolikt motsvarades av en betydligt högre sporfrekvens inuti själva tröskan. Förhållandet innebär, att mycket stor risk föreligger för att samtliga frögyttringar, även de vid skörden *Phoma*fria, vid tröskningen impregneras med sporer. Då vidare *Phoma*infektioner på fröbetornas stjälkar enligt mina iakttagelser äro ytterst vanliga, är det tydligt, att själva tröskningsproceduren är en väsentlig faktor att räkna med vid spridningen av svampen. Man erhåller genom dessa iakttagelser även en sannolik förklaring till den så gott som regelbundna förekomsten av *Phoma* på betfröet.

2. Inre symptom.

Ett makroskopiskt studium av tvärsnitt genom en ung stjälknekros visar, att vävnaderna i regel äro tydligt missfärgade endast till ett djup av omkring 0,3 mm. från epidermis räknat. På detta djup ligga huvuddelen av stjälkens kärlsträngar i en sluten ring; ett mindre antal större kärlsträngar äro anordnade i en glesare inre ring ansluten till den yttre. Även snitt genom svampfläckar i äldre stadier visa i stort sett samma bild; barken är m. e. m. missfärgad och hopsjunken under det att kärlsträngarnas veddelar och märgen i allmänhet äro till färgen normala och strukturellt oförändrade. Endast i vissa mycket avancerade stadier ha nekroserna brutit igenom veddelen och trängt in i och brunfärgat delar av märgvävnaden.

Några översiktsbilder av snitt genom fixerat och färgat material[1]) av friska och sjuka stjälkar äro återgivna med svag förstoring. Fig. 4 visar ett friskt stjälkparti. Man lägger märke till kraftiga kollenkymsträngar med

---

1) En del av dessa och följande fixeringar gjordes i DUBOSCQ-BRASIL [en modifikation av BOUIN med alkohol enl. RAYMOND (1934)], andra i KARPECHENKO efter kort förfixering i CARNOY. Huvuddelen av preparaten färgades i hämatoxylin med erytrosin, några i kristallviolett med lichtgrün andra enl. FEULGENS nuklealreaktion.

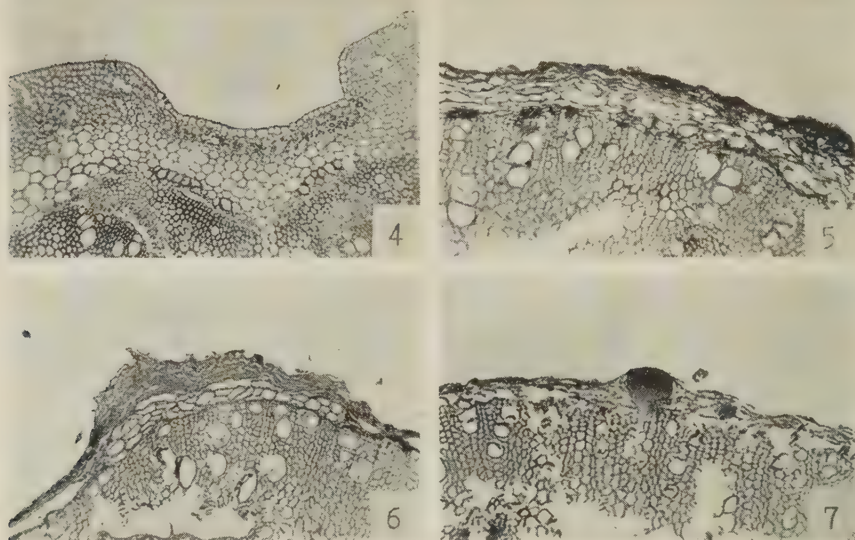


Fig. 4—7. Tvärsnitt genom stjälkar av fröbeta. 4 Frisk vävnad. 5 Ung nekros. 6 Ung nekros med isolerad kollenkymsträng. 7 Äldre nekros med *Phoma*pyknid. x 60.

Querschnitte durch Rübensamenstengel. 4 Frisches Gewebe. 5 Junge Nekrose. 6 Junge Nekrose mit einem isolierten Kollenchymstrang. 7 Ältere Nekrose mit *Phoma*pyknide. x 60.

mellanliggande partier av assimilationsvävnad. Under dessa finns en på sina håll något kollenkymatisk grundvävnad, vilken inåt begränsas av enstaka sklerenkymceller och kärlsträngarnas ytterkant. Fig. 5 visar ett snitt genom en ung nekros; samtliga vävnader in till kärlsträngarnas veddel äro med undantag av enstaka sklerenkymceller missfärgade och deformerade, även de i denna nekros förhållandevis små kollenkymsträngarna. Fig. 6 återgiver ett snitt genom en annan ung nekros, i vilken en större kollenkymsträng blivit isolerad genom att omgivande och i viss grad även underliggande vävnader nekrotiserats. I äldre stadier återstår av barken och av kärlsträngarnas sildel och kambium endast en hopsjunken tunn hinna av döda celler omedelbart utanpå veddelen. I dessa vävnadsrester bildas svampens pyknider (Fig. 7).

Ett närmare studium av snitt genom färska, icke fixerade nekroser, avslöjar en i regel sparsam förekomst av *Phoma*hyfer i barkvävnaderna. Hyferna uppträda företrädesvis i de tre à fyra yttersta cellskikten och växa nästan uteslutande intercellulärt. Tillväxten är utpräglat pertofytisk [terminologi: MÜNCH (1929)] i det att värdväxtceller, som beröras eller befinna sig i omedelbar närhet av hyfspetsarna i nekrosernas perifera delar, uppvisa en m. e. m.

tydlig missfärgning av cellinnehållet, sannolikt orsakad av från hyferna utsöndrade gifter. Mycelet håller i stort sett jämna steg med nekrosernas makroskopiskt iakttagbara utbredning; omedelbart innanför gränsen till frisk vävnad finner man intercellulärt växande hyfer, vilka synbarligen icke hinna inträngа mellan parenkymcellerna förrän dessa visa tecken på degeneration.

Gränsen mellan nekrotisk och frisk assimilationsvävnad i barken är i regel skarp (Fig. 8) beroende på att parenkymceller av denna typ mycket snabbt missfärgas och deformeras. Efter hand angripas även kollenkymatiska element i barken och förändras till strukturlösa cellrester (Fig. 9, 10). Sedan samtliga ytliga vävnader in till och med kambiet dödats, sättes i vanliga fall en gräns för nekrosernas vidare inträngande på djupet vid kärlsträngarnas veddel, och parasiten övergår till att fruktificera genom pyknidbildning. Vid denna tidpunkt kan man i den hopsjunkna döda cellmassan med säkerhet identifiera endast de tjockväggiga sklerenkymcellerna, vilka äro strukturellt oförändrade, men ofta härbärgera *Phoma*hyfer i cellumen (Fig. 14).

I senare stadier kan parasiten inträngа även i kärlsträngarnas veddel, där såväl kärl som omgivande stödjevävnad infiltreras av hyfer. Cellväggarna deformeras icke, vilket underlättar påvisandet av de här företrädesvis intracellulärt växande hyferna (Fig. 11, 12). Utmärkande för dessa djupare angrepp är, att även de inre kärlsträngarna ockuperas, varvid sildel och kambium starkt nekrotiseras och hyferna tränga vidare in i kärlen (Fig. 13). Endast i mycket avancerade stadier blir även märgvävnaden angripen; detta synes emellertid i regel inträffa först vid en så sen tidpunkt som vid eller efter skörden.

3. Infektionsförloppet.

Två karakteristiska drag i sjukdomsbildens tidigaste skede giva goda vägledningar vid ett detaljstudium av infektionsförloppet. Såväl den regelbundna lokaliseringen av de först framträdande svampfläckarna till stjälkarnas nedre tredjedel som den omständigheten, att man sällan finner unga fläckar av mindre storlek än ½×1 cm, tyder på att kontaktinfektioner från någon nära markytan belägen smittokälla äro troliga. I själva verket förhåller det sig så, att det övervägande flertalet primära svampfläckar uppkomma genom kontaktsmitta från äldre, helt eller delvis vissna, av *Phoma betæ* tidigare infekterade örtblad på betfröplantorna själva. Vid fuktig väderlek klibba hela blad eller lösslitna fragment av dessa fast vid stjälkarnas nedre partier. Sedan en dylik kontakt uppnåtts, kan denna — i synnerhet om den fuktiga väderleken avlöses av en torkperiod — bliva så intim och fast, att man endast med stor svårighet kan skilja de fastklibbade bladresterna från stjälkunderlaget.

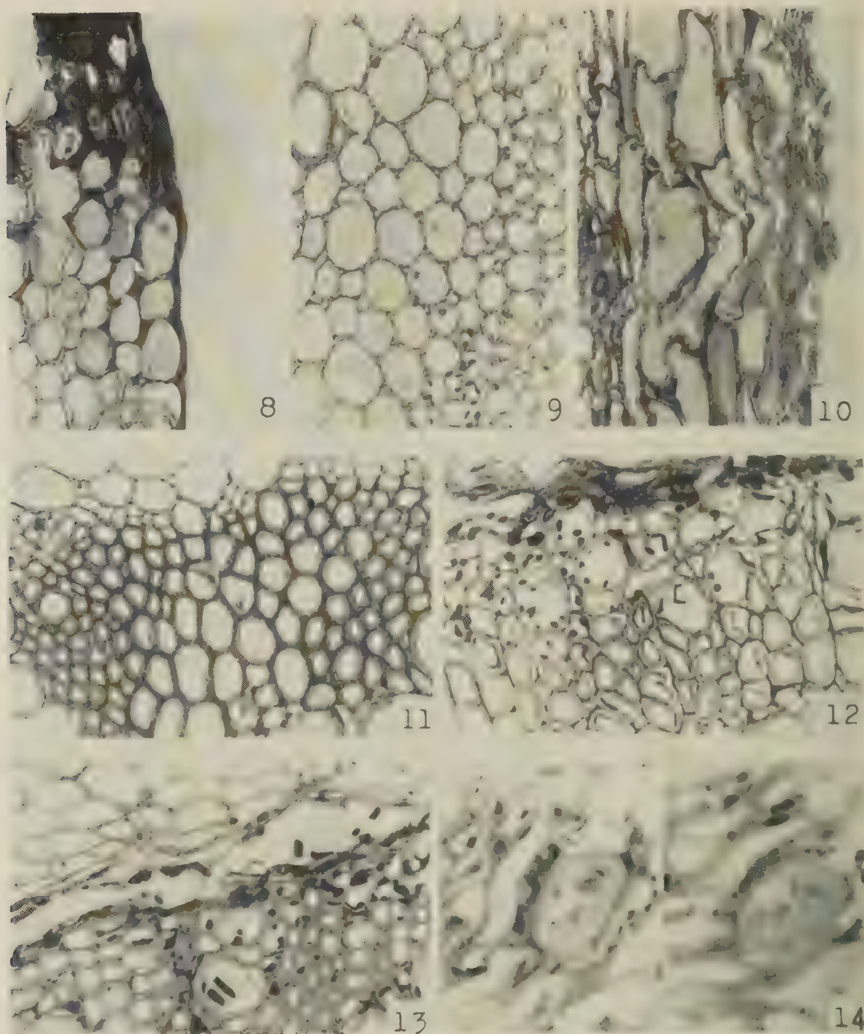


Fig. 8—11. 8 Gräns mellan nekrotisk och frisk assimilationsvävnad i barken. 9—10 Frisk och nekrotisk barkvävnad, kollenkym till höger. 11—12 Frisk och *Phoma*-infiltrerad ved. 13. Inre kärlsträng med nekrotisk sildel, *Phoma*hyfer i kärlen. 14 *Phoma*hyfer i sklerenkymceller. Fig. 8—13 x 250. Fig. 14 x 600.

8 Grenze zwischen nekrotischem und frischem Assimilationsgewebe in der Rinde. 9—10 Frisches und nekrotisches Rindengewebe, rechts Kollenchym. 11—12 Frisches und *Phoma*-infiltriertes Holz. 13 Innere Leitbündel mit nekrotischem Siebteil, *Phoma*hyphen in den Gefässen. 14. *Phoma*hyphen in Sklerenchymzellen. Fig. 8—13 x 250. Fig. 14 x 600.

I många fall härstammar smittokällan (= det *Phoma*infekterade bladet) från samma fröplanta, som sedermera blir angripen på stjälken, men ofta kan man spåra den till en bredvidstående planta. I det senare fallet sker smittoöverföringen i regel inom raderna, mera sällan från en rad till en annan, beroende på att plantavståndet inom raderna är mindre (35—40 cm) än mellan raderna (70 cm). Smittoförande partier från de i torrt tillstånd mycket sköra infekterade äldre betbladen kunna även lösryckas av vinden och transporteras längre sträckor.

I kontaktytan mellan det svampinfekterade bladfragmentet och fröbetsstjälken bildas på den sistnämnda efter 10 à 12 timmar en brun, nekrotisk fläck, i vilken mycel av *Phoma* kan påvisas. Mycelet växer från denna infektionshärd uppåt och nedåt stjälken och åstadkommer genom ett successivt dödande av de yttre vävnaderna de karakteristiska bruna strimmorna. Fig. 15 och 16 återgiva ett antal dylika primära svampfläckar, i vilkas centrum de smittoförande vitgråa bladresterna ännu äro synliga. Nekroserna utbreda sig i internoderna med likformig hastighet (varierande mellan 1 och 5 mm. per dygn beroende på svampbiotypens virulens och värdväxtbiotypens resistens) uppåt och nedåt längs stjälken, varigenom flertalet fläckar bliva symmetriska med infektionsområdet i mitten. Sker infektionen i närheten av en nod, bliva fläckarna asymmetriska om mycelet börjar växa strax ovanför eller under ett bladskaftfäste, vilket antingen fullständigt eller övergående hejdar fläckarnas vidare utbredning i den ifrågavarande riktningen.

Ett närmare studium av detaljerna i infektionsförloppet såväl på levande som på fixerat och snittat material visar, att svampen i regel direkt intränger från det smittoförande bladfragmentet i stjälkvävnaderna medelst i det förstnämnda växande hyftrådar. I en del fall kan man även i tvärsnitt genom unga nekroser iakttaga att groende sporer från pyknider på bladpartiet hava större eller mindre andel i infektionen.

Förutom denna infektionstyp med kontaktsmitta mellan *Phoma*-angripen bladvävnad och stjälk, vilken synes vara den allmännast förekommande smittovägen, finner man ett par andra typer. En av dessa består i, att *Phoma*-mycel från infekterade blad växer ned genom bladskaftet och in i stjälkens ytliga vävnader, där det utbreder sig i basal och apikal riktning, varigenom liknande nekrotiska strimmor uppkomma (Fig. 15 tredje stjälken från höger).

Ytterligare en mera sällsynt infektionstyp, i vilken betbladlusen (*Doralis fabæ* Scop.) tjänstgör som smittoöverförare, är företrädd. Denna typ synes huvudsakligen förekomma i sjukdomens senare skede, då på angripna plantor redan en eller flera primära svampfläckar hunnit utvecklas och pyknider i dessa bildats. I närheten av dylika fläckar kan man, om plantorna samtidigt äro bladlusangripna, ibland finna smalare, 1 à 2 mm breda, sekundära *Phoma*nekroser, vilka snart sammanflyta till större, oregelbundna svampfläckar. Att det sannolikt är betbladlusen, som i detta fall tjänstgör som smittoöverförare genom att krypa över



Fig. 15. Stjälknekroser, orsakade av kontaktinfektioner från mycelförande bladfragment.

Stengelnekrosen, durch Kontaktinfektionen von myzeltragenden Blätterfragmenten verursacht.

och från de primära svampfläckarna medföra pyknosporer och mycelfragment till nya infektionspunkter, antydes av nedanstående försök.

1. Från betfröplantor angripna av *Phoma betæ* infångades 100 individ av betbladlusen var för sig i sterila glasrör. Varje lus fick sedan vistas i en petriskål med näringsagar under en timma, varefter den borttogs. Mikroskopisk kontroll av petriskålarna verkställdes efter 6 dagar, då i 31 av skålarna kulturer av *Phoma betæ* hade utvecklats. Av detta enkla försök kan man sluta sig till att minst 31 % av de sålunda infångade bladlössen på ett eller annat sätt medförde livsdugliga pyknosporer eller mycelfragment av *Phoma betæ*.

2. Ett 50-tal bladlusindivid nedsläpptes i en petriskål med en agarkultur av *Phoma betæ* innehållande mogna pyknider, omgivna av stora mängder utpressade pyknosporer. Efter en timmas vistelse i *Phoma*kulturen överflyttades lössen till avskurna, ytsteriliserade fröbetstjälkar, förvarade i fuktiga kammare. På 10 av 12 sålunda behandlade stjälkar bildades efter 2 à 3 dygn enstaka smala nekroser innehållande *Phoma*mycel och till utseendet väl överensstämmande med de på fältet observerade sekundära fläckarna (Fig. 17). Obehandlade kontrollstjälkar voro vid försökets slut helt oförändrade.

Att bladlössen, trots att de kunna uppträda som smittobärare, icke i högre grad

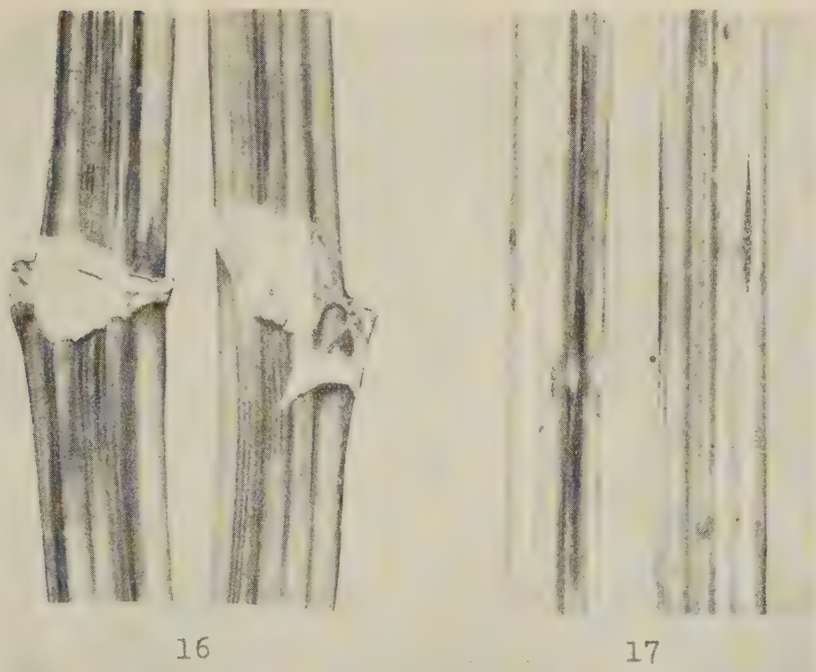


Fig. 16, 17. 16 Stjälknekroser med fastklibbade bladfragment i centrum. *Phoma*-pyknider synliga. 17 Smärre *Phoma*nekroser, sannolikt orsakade av smittoförande betbladlöss.

16 Stengelnekrosen mit angeklebten Blätterfragmenten im Zentrum. *Phoma*pykniden sichtbar. 17 Kleinere *Phoma*nekrosen, wahrscheinlich durch ansteckende Blattläuse verursacht.

än vad nu är fallet praktiskt bidraga till stjälkrötans spridning torde kunna förklaras av olika omständigheter. Dels infaller tidpunkten för ett massuppträdande av bladlöss i regel några veckor tidigare än de första stjälkrötesymtomen, dels uppehålla sig bladlössen företrädesvis i fröplantornas toppar under det att stjälkrötan börjar på plantornas nedre delar. Även om ett antal *Phoma*bärande bladlöss uppehålla sig i blomställningarna nedsmittas dessa icke, då luftfuktigheten omkring plantornas toppar i genomsnitt är för låg för att svampfläckar skola kunna bildas (jmf. kap. II, 3).

Ovanstående iakttagelser av infektionsförloppet visa, att det övervägande flertalet primära stjälkrötesymptom åstadkommas genom kontaktsmitta från tidigare *Phoma*infekterade bladfragment. För en fullständigare utredning av sjukdomens etiologi, är det därför nödvändigt att söka klarlägga, under vilka omständigheter dessa smittokällor uppkomma, d. v. s. huru och när fröplantornas blad infekteras av svampen, innan den egentliga stjälkrötan bryter ut.

Som inledningsvis framhållits orsakar *Phoma betæ* då och då lokalt be-

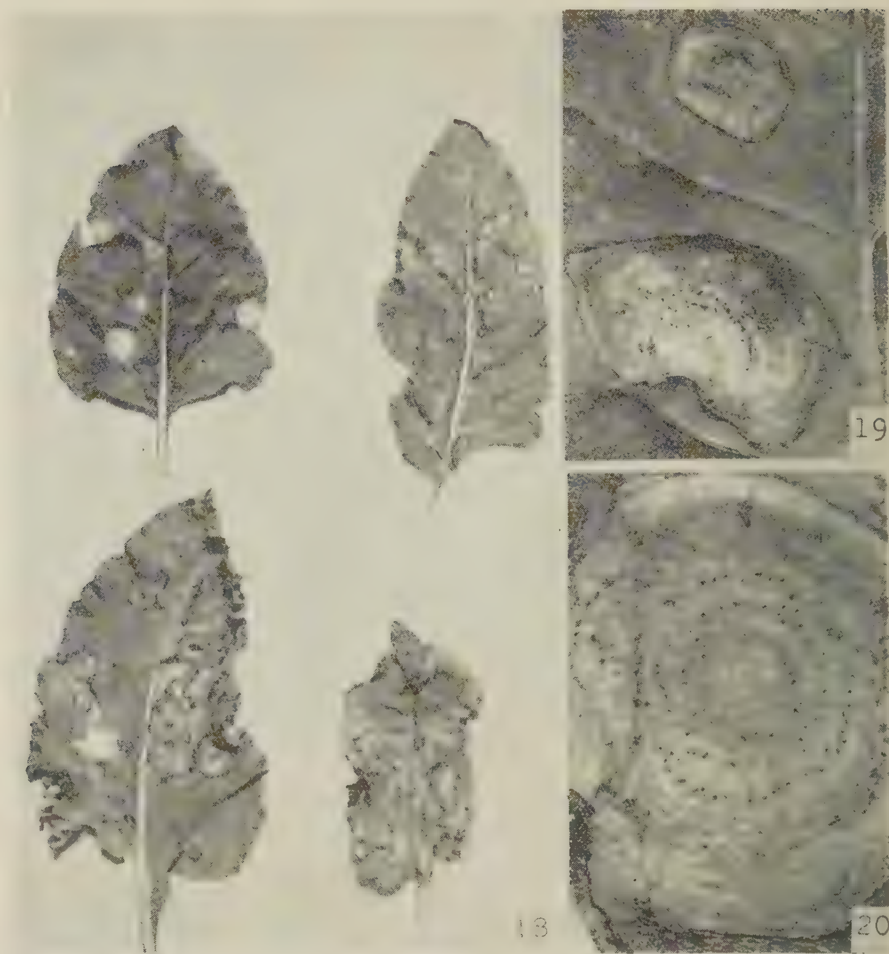


Fig. 18—20. *Phoma*bladfläckar på fröplantor.
*Phoma*blattflecke auf Samenpflanzen.

gränsade, runda nekrotiska fläckar på förstaårsbetornas äldre blad. I fröodlingarna finner man också dylika bladfläckar tätt besatta med pyknider (Fig. 18—21). Såväl relativa antalet angripna fröplantor som antalet fläckar per blad är dock betydligt större än i de vanliga betfälten. Till skillnad mot förstaårsbetorna bliva dessutom fröplantornas yngre blad angripna; fläckfrekvensen är emellertid avsevärt större på de äldsta (basala) bladen. En ytterligare skillnad är, att fläckarna på fröplantorna ej bliva så lokalt begränsade som på förstaårsbetornas blad, utan de utbreda sig ofta kontinuerligt och sammanflyta, om flera infektioner träffat ett och samma blad (Fig. 18

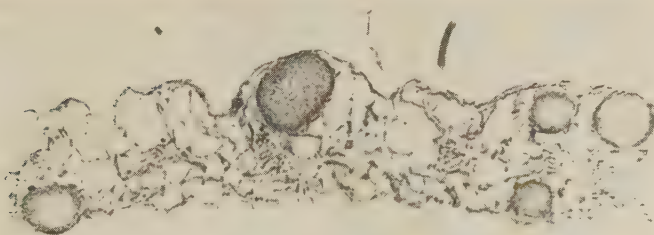


Fig. 21. Tvärsnitt genom *Phoma*bladfläck med pyknider. x 90.
Querschnitt durch *Phoma*blattfleck mit Pykniden. x 90.

nederst). På så sätt kunna stora delar av bladytan nekrotiseras, vilket inom kort leder till hela bladets nedvissnande. Denna påtagliga olikhet i resistenshänseende gentemot *Phoma betæ* hos bladen i förstaårs- och andraårsstadiet av värdväxten, kunde även genom följande, i laboratoriet utförda infektionsförsök påvisas.

Som infektionsmaterial användes dels pyknosporer och mycel från tre morfologiskt olika *Phomabiotyper* (härstamning tabell 7 sid. 52), dels askosporer från *Pleospora betæ*, parasitens säcksporstadium. Ytsteriliserade, cirka 2 månader gamla blad, dels från tre betfröplantor (1—3), dels från tre vanliga betplantor (4—6) infekterades var för sig i fuktiga kammare. Infektionsmaterialet anbragtes direkt på den osårade epidermis; mycelet i form av i agarkuber växande hyfspetsar, sporerna voro suspenderade i droppar av destillerat vatten. Försöket avbröts efter 8 dygn, då i vissa försöksled centimeterstora, mörkbruna nekroser innehållande *Phoma*mycel utvecklats.

Tabell 1. *Infektionsförsök med blad från fröplantor och förstaårsbetor.*
\+ svampnekros — ingen nekros.
Infektionsversuche mit Blättern von Samenpflanzen und Rüben ersten Jahres.
\+ Pilznekrose — keine Nekrose.

Phoma-biotyp	Fröplanta:			1. års beta:		
	1	2	3	4	5	6
P 80 pyknosporer	—	—	+	—	—	—
P 501 »	+	+	+	—	—	—
P 551 »	—	+	+	—	—	—
Pleospora betæ askosporer	+	+	+	—	—	—
P 80 mycel	+	+	+	—	—	—
P 501 »	+	+	+	—	+	—
P 551 »	+	+	+	—	+	—

Tabell 1 bekräftar de ovannämnda fältiakttagelserna, att värdväxtens olika utvecklingsstadier visa olika resistens mot angrepp av *Phoma betæ*. Bladen från samtliga fröplantor reagerade positivt för flertalet infektionstyper under det att blott en planta i förstaårsstadiet visade sig mottaglig och endast för mycelinfektioner med två av *Phoma*biotyperna. Av försöket framgår vidare, att lyckade infektioner erhöllos med *Pleospora*askosporer på bladen från samtliga fröplantor, men att två av dessa plantor voro resistenta mot pyknosporinfektioner från en eller två av de använda *Phoma*biotyperna.

Resistensskillnaderna mellan de båda bladkategorierna synes icke vara av anatomiskt-morfologisk art. Mikroskopiska undersökningar av snitt genom blad från förstaårsbetor och fröplantor avslöjade inga mätbara differenser i epidermis byggnad, kutikulans tjocklek eller i den inre histologiska strukturen. Möjligt är, att fysiologiska skillnader i ämnesomsättningen hos de båda planttyperna kunna förklara den högre resistensen hos förstaårsbetorna. Dessa äro under hela vegetationsperioden helt självförsörjande med avseende på kolhydrater, under det att fröplantorna i sticklingsroten ha mycket reservnäring tillgänglig, vilken sannolikt i viss grad utnyttjas åtminstone av de först bildade bladen. Några fysiologiska undersökningar som stöda detta antagande ha emellertid icke utförts.

Ett fältstudium av bladfläckarnas uppkomst på fröplantorna visar, att isolerade fläckar plötsligt bildas i början eller mitten av juli månad, i regel på de basala bladen och samtidigt på ett ganska stort antal plantor. Bildningssättet antyder, att med största sannolikhet infektioner medelst luftburna sporer föreligga. Någon direkt förbindelse med en eventuell smittohärd på sticklingsroten genom mycel uppväxande från densamma är utesluten. Två sportyper, nämligen pyknosporer av *Phoma betæ* och askosporer av *Pleospora betæ* kunna komma ifråga. Enligt min uppfattning spelar *Pleospora* askosporerna i detta sammanhang en väsentlig, möjligen helt dominerande roll. Detta kan motiveras med följande skäl. Frekvensen av nekroser med levande *Phoma*mycel är på sticklingarna innan utplanteringen mycket obetydlig (jfr. grupp 7 och 8 sid. 50). Observationer från jämförande odlingar visa en jämn och av sticklingarnas olika härstamning oberoende angreppsgrad av stjälkröta, vilket bestämt talar emot en smittöverföring med sticklingarna själva (Kap. II, 2). I jorden saprofytiskt levande *Phoma*mycel och pyknider bibehålla enligt iakttagelser av POOL & MC KAY (1915) endast 3, i gynnsammaste fall 5—8 månader sin infektionsförmåga, varför någon effektiv övervintring av parasiten på detta sätt icke är säkerställd. Förekomsten av dylika infektionsdugliga stadier av svampen i jorden förnekas för övrigt av flera författare [BUSSE, PETERS & ULRICH (1911) m. fl.] och torde i varje fall vara mycket sällsynt. Å andra sidan finnes under hela vegetationsperioden infektionsmaterial i form av *Pleospora*askosporer tillgängligt i närheten av fröodlingarna. Fruktkropparna förekomma på övervintrande stjälkar av betfröplantor från föregående års odling. Visserligen brännas i allmänhet dessa efter tröskningen, men

även på de vid skörden på sticklingsrötterna kvarsittande decimeterlånga stjälkresterna, vilka icke förstöras, bildas påföljande vinter ett stort antal fruktkroppar av *Pleospora betæ*, som nästa sommar innehålla infektionsdugliga askosporer. Vad som framför allt stöder antagandet om *Pleospora*askosporernas sannolikt väsentliga roll som infektionskällor till *Phoma*bladfläckarna på fröplantorna, är den mycket stora rikedom på *Phoma*biotyper, som är företrädd i fröodlingarna (Kap. IV, 2). Denna stora variation torde ej tillfredsställande kunna förklaras genom antagandet av enstaka smittohärdar med vegetativt bildade sporer (*Phoma*pyknider), men är däremot fullt förklarlig om det övervägande antalet infektioner åstadkommas genom askosporer. Vid den sexuella reproduktionen bildas i *Pleospora*-fruktkropparna nämligen ett stort antal olika *Phoma*biotyper (Kap. IV, 2, 3). I ett förelöpande meddelande [BJÖRLING (1944)] har visserligen askosporernas betydelse som variationsorsak framhållits, men däremot deras spridningsbiologiska funktion underskattats till förmån för med frögyttringarna medföljande *Phoma*stadier. Efter slutbearbetning av det föreliggande materialet har emellertid denna tidigare uppfattning måst korrigeras och enligt min nuvarande mening måste *Pleospora*askosporerna dessutom anses spela en avgörande roll som smittospridare av stjälkrötan. Konsekvensen härav för sjukdomens bekämpande diskuteras i kap. VI.

II. Sjukdomens beroende av vissa yttre faktorer.

Under 1942 och 1943 inventerades stjälkrötans förekomst i ett 80-tal skånska betfröodlingar, varvid det framkom, att avsevärda skillnader i angreppsgrad förelågo mellan olika fält. På sina håll observerades odlingar med upp till 80—90 % starkt angripna plantor. Andra i utvecklingshänseende med dessa jämförbara fröbetfält en eller annan kilometer därifrån kunde förete endast 20—40 % svagt angripna plantor. Några från stjälkröta fullständigt fria fröodlingar iakttogos emellertid icke. För att få en uppfattning om dessa skillnader i sjukdomsbilden helt eller till någon del kunde tillskrivas påvisbara miljödifferenser, utfördes några undersökningar samt ett par fältförsök, i vilka vissa mätbara yttre faktorer varierades. I första hand studerades markreaktionens och gödslingens betydelse för sjukdomsförloppet, i ett par mindre försök även mark- och luftfuktighetens inverkan.

Vid de på fältet utförda bedömningar av stjälkröteangreppen, som i dessa undersökningar erfordrades för att få siffermässiga uttryck på s j u k d o m e n s a n g r e p p s g r a d, togs hänsyn dels till u t b r e d n i n g e n, d. v. s. procenttalet angripna plantor inom en viss yta (provyta eller försöksparcell) dels till i n t e n s i t e t e n d. v. s. den genomsnittliga nekrotiseringen per angripen planta inom samma yta. Fördelningen av de sjuka plantorna inom

dessa smärre ytor var jämn, vilket också i allmänhet synes vara fallet inom större odlingar, om man undantager de ofta svagare angripna kantraderna i de sistnämnda. Utbredningen bedömdes i några fall (markreaktionen: provytor 2500 m² i olika fröodlingar) genom att procenttalet angripna plantor uppskattades; i andra fall (gödslings- och fuktighetsförsöken: nettoparceller 36 resp. 28 m²) fastställdes densamma noggrannare genom att samtliga friska och sjuka plantor räknades. Intensiteten bedömdes efter skalan 0—10, i vilken 0 angiver helt friska och 10 starkast angripna plantor. I de förstnämnda fallen uppskattades den genomsnittliga angreppsstyrkan inom provytan; i de senare fallen graderades inom parcellerna varje planta för sig. Produkten av de sålunda erhållna värdena på utbredning och intensitet har använts som mått på angreppsgraden, vilken härigenom blivit uttryckt i promille (maximum 1000 vid 100-procentigt angrepp av intensiteten 10). Ehuru dessa delvis på subjektiva bedömningar grundade värden icke exakt angiva den verkliga angreppsgraden, torde de dock kunna godtagas som uttryck för dennas ungefärliga storleksordning i sådana jämförelser, där stora differenser förekomma.

1. Markreaktion, kali- och fosfattal.

Markreaktionens betydelse för en av de betsjukdomar, i vilka *Phoma betæ* medverkar som sekundär skadegörare, nämligen hjärtrötan har framhållits i åtskilliga äldre undersökningar [BUSSE & ULRICH (1908), GRIFFON & MAUBLANC (1909, 1910), KRÜGER (1920, 1922), GÄUMANN (1925) m. fl.]. BRANDENBURG's försök (1931 och senare) ha visserligen klart ådagalagt att borbrist är den primära orsaken till denna sjukdom, men detta utesluter icke, att ett tydligt, om än sekundärt samband mellan markreaktionen och hjärtrötans uppträdande föreligger. Sålunda förekommer i Schweiz enligt GÄUMANN (l. c. 1925 p. 101—106) sjukdomen icke alls på jordar med pH mindre än 7,0, endast obetydligt vid värden mellan 7,0 och 7,2 och i högre grad först vid pH 7,3 och därutöver. Även för sydsvenska betjordar råder ett likartat, ehuru icke fullt så utpräglat samband. Av jordanalyser i de omfattande borförsök mot hjärtröta hos sockerbetor, som 1935 utlades av S. S. A. framgår, att angrepp mycket sällan förekomma på jordar med pH under 7,0. Enligt ÅSTRAND (1936 p. 10) »är sjukdomen således ojämförligt mycket vanligare på alkalisk än på sur jord». — Det ansågs därför i den föreliggande undersökningen vara av ett visst intresse, att, utan hänsynstagande till borfaktorn, vars inverkan senare kommer att diskuteras i samband med bekämpningsförsöken (Kap. V), studera, huruvida ett likartat samband kunde påvisas även för stjälkrötans del.

Även för vissa typer av betrotbrand spelar markreaktionen en stor roll. Enligt svenska undersökningar [ARRHENIUS (1923, 1924)] uppträdde sjukdomen ifrågavarande år nästan undantagslöst på sura jordar med pH mindre än 7,0.

Dessa iakttagelser kompletterades genom positiva bekämpningsförsök med kalk, varigenom den gamla erfarenheten angående kalkningens rotbrandsförebyggande verkan bekräftades. Den av ARRHENIUS studerade rotbrandstypen synes emellertid icke ha varit i högre grad orsakad av *Phoma* utan huvudsakligen av den till jorden bundna *Pythium* (l. c. 1924 p. 11). Den sistnämnda svampens optimala tillväxt på sura substrat, pH 5—6, påvisades även (ingen utveckling vid pH 7,5). Betrotbranden är f. ö. en mycket heterogen sjukdom; förutom de från åtskilliga undersökningar välkända *Phoma* och *Pythium* angivas som parasiter även *Aphanomyces lævis* [PETERS (1911)], *Rhizoctonia solani,* några *Fusarium*arter, [GRAM & BOVIEN (1942)], *Macrosporium cladosporioides* [GREIS (1940)], *Rhizoctonia violacea* [EDSON (1915)] m. fl. I synnerhet den sistnämnda är enligt amerikanska och ryska uppgifter [AFANASIEV & MORRIS (1942), MOURASHINSKY (1942)], svårartad; enligt egna iakttagelser är den ej heller ovanlig på skånska betjordar, där den åstadkommer typiska rotbrandssymptom även på helt unga betplantor. Några säkra observationer angående den av *Phoma* orsakade rotbrandstypens relation till markreaktionen föreligga emellertid icke, även om det av hittills samlade erfarenheter att döma förefaller mest sannolikt att denna i likhet med *Pythium*-typen företrädesvis är bunden till sura jordar. *Phoma*rotbrand kan dock uppträda även på starkt alkalisk jord [GÄUMANN (1925)].

I slutet av augusti 1943 utvaldes för jordprovtagning elva betfröodlingar med olika angreppsgrad av stjälkröta (Tab. 2). Fyra av dessa (1 4) lågo i sydvästra, fem (5 9) i sydöstra och två (10—11) i nordvästra Skåne. I varje odling bedömdes sjukdomens intensitet och utbredning på en kvadratisk provyta, 50×50 meter, vilken granskades längs två sidor och båda diagonalerna. Från det inre av varje yta togs med cirka 28 meters mellanrum (spetsarna av en liksidig triangel med denna sida) tre jordprov, vilka insändes för analys till S. S. A. centrallaboratorium i Arlöv, där pH-värden, fosfat- och kalital bestämdes. De i tabell 2 angivna värdena på dessa storheter är medeltal av bestämningarna från de tre proven från varje provyta. pH-talen från varje fält voro jämna med differenser mellan extremerna på högst 0,2 à 0,3 enheter; fosfat- och kalitalen varierade däremot i regel med flera enheter.

Ett studium av tabell 2 visar å ena sidan att starka stjälkröteangrepp kunna uppträda på jordar med så låga pH-värden (6,6, 6,9), att hjärtröta där knappast kan ifrågakomma, i varje fall ej i någon svårare grad, å andra sidan att intet samband mellan stjälkrötan och markreaktionen kan spåras. Starka angrepp förekomma såväl på fält med låga (nr 4) som med höga (nr 3) reaktionstal och svaga angrepp även vid låga (nr 7) och höga (nr 5) tal. Korrelationskoefficienten för reaktionstal — angreppsgrad (0,20±0,17) visar också frånvaron av samband. Samma sak gäller sannolikt även för kalital — angreppsgrad ehuru en viss tendens till starkare angrepp vid lägre kalital antydes (korr. koeff. —0,36±0,15). Mellan fosfattalen och angreppsgraderna föreligger däremot i detta material ett tydligt negativt samband (korr. koeff. —0,79±0,07), vilket också framgår av tabellen, där de lägsta fosfattalen i regel höra samman med de högsta angreppsgraderna. Det är

Tabell 2. *Stjälkrötans sjukdomsbild i fröodlingar med olika pH-, fosfat- och kalital. Intensitet (I), utbredning (U) och angreppsgrad (A).*

Krankheitsbild der Stengelfäule (stjälkröta) in Samenzüchtungen mit verschiedenen pH-, Phosphat- und Kalizahlen. Intensität (I) Ausbreitung (U) und Angriffsgrad (A).

Nr	Lokal	Medelvärden			Stjälkröta		
		pH	P_2O_5	K_2O	I 1—10	U %	A $^1/_{00}$
1	Alnarp	7,3	12,3	10	4	60	240
2	Flackarp	6,9	6,5	10	7	90	630
3	Kronotorp	7,2	11,8	11	7	70	490
4	Borggård	6,6	5,9	8	8	90	720
5	Hedvigsdal	7,5	12,2	11	1	20	20
6	Valleberga	7,1	5,4	10	8	70	560
7	Löderup	6,5	10,0	9	1	30	30
8	Sandby	6,8	9,2	10	4	40	160
9	Borrby	7,1	9,3	8	6	80	480
10	Hilleshög	7,1	12,9	15	3	50	150
11	Tullstorp	6,8	9,1	12	7	60	420

emellertid icke berättigat, att enbart med stöd av detta på ett mindre antal observationer grundade samband draga generella slutsatser angående fosfattalens absoluta inverkan och tolka de avsevärda differenserna i angreppsgrad mellan de olika fälten såsom uteslutande orsakade av olikheterna i fosfathalt. Även andra faktorer såsom kvävegödslingen, fuktigheten och tillgången av infektionsmaterial inverka nämligen starkt på angreppsgraden. I det föreliggande fallet bestämdes emellertid icke dessa faktorers inverkan, vilket begränsar tolkningen av resultaten till att en höjning av fosfattalet sannolikt verkar i resistensförbättrande riktning. Däremot kunna av det tillgängliga materialet inga slutsatser dragas angående storleksordningen av fosfattalens absoluta inflytande. Starka angrepp av stjälkröta noterades vid skilda tillfällen i andra försök även på fält med relativt höga fosfattal (Åkarp 1943, 1944), i vilka sannolikt någon eller några av ovannämnda övriga faktorer inverkat utslagsgivande på angreppsgraden.

2. Gödsling.

I ett av Åkarpsfilialens försöksfält, vilket sedan 1939 utnyttjats som permanent gödslingsförsök med kväve, kali och fosforsyra i olika kombinationer, gavs 1942 tillfälle att studera gödslingens inflytande på stjälkrötans angreppsgrad. Fältet består av kvadratiska parceller med 50 m² yta i tre

upprepningar för vardera av de åtta försöksleden. Gödslingen utgjordes 1942 av kalksalpeter (N) 300 kg/ha = 1,5 kg/parcell, superfosfat (P) 400 kg/ha = 2 kg/parcell samt 40 % kali (K) 300 kg/ha = 1,5 kg/parcell. På den första av de tre upprepningarna planterades sockerbetssticklingar från en odling i Kävlinge, på den andra sticklingar från Teckomatorp och på den tredje från Skivarp, varigenom samtidigt med gödslingseffekten eventuella olikheter i angreppsgrad beroende på sticklingarnas olika härkomst kunde undersökas. Under hela vegetationsperioden granskades försöket ett par gånger i veckan varvid inga skillnader varken i utvecklingshastighet eller i sjukdomsgrad kunde noteras mellan de olika härstamningarna. De första *Phoma*bladfläckarna uppträdde i mitten och de första stjälkrötesymptomen i slutet av juli samtidigt på ett 100-tal plantor i alla tre upprepningarna jämnt fördelade över försöksfältet. Angreppet spred sig därefter hastigt och jämnt över hela arealen. I mitten av augusti, då mer än hälften av samtliga plantor bedömdes vara infekterade, bestämdes angreppsgraden genom att samtliga sjuka och friska plantor räknades och graderades (Tab. 3).

Tabell 3. *Stjälkrötans intensitet och utbredning på fröbetor från sticklingar av olika härstamning. 4.409 plantor.*

Intensität und Ausbreitung der Stengelfäule auf Samenrüben aus Stecklingen verschiedener Herkünfte. 4.409 Pflanzen.

Sticklingarnas härstamning	Intensitet 1—10	Utbredning %
Kävlinge	3,9 ± 0,06	63,0 ± 2,60
Teckomatorp	3,8 ± 0,07	61,7 ± 2,71
Skivarp	3,8 ± 0,08	64,4 ± 3,13

Av tabell 3 framgår att inga säkra skillnader varken i stjälkrötans intensitet eller utbredning förelågo mellan de tre sticklingsgrupperna av olika härstamning. Siffrorna äro i själva verket så väl överensstämmande, att man med ganska stor säkerhet kan antaga, att infektionsmaterialet till de av *Phoma* orsakade bladfläcksstjälkrötesymptomen icke funnits på sticklingarna vid utplanteringen. Om så varit fallet, borde vissa skillnader i angreppsgrad ha kunnat noteras mellan de tre olika härstamningarna i varje fall under sjukdomens tidigare skede. Resultaten från denna jämförande odling giva följaktligen ett indirekt stöd åt antagandet, att de primära *Phoma*nekroserna på fröbetbladen, vilka utgöra smittokällorna till stjälknekroserna huvudsakligen uppkomma genom infektioner från luftburna sporer sannolikt *Pleospora*askosporer (Sid. 20).

Med hänsyn till att inga signifikativa skillnader i stjälkröteangrepp förekommo mellan fröplantorna av olika härstamningar har vid beräkningen av

gödslingseffekten i försöket inga korrektioner behövt vidtagas mellan de tre upprepningarna, utan dessa ha behandlats som ur sjukdomssynpunkt likvärdiga. Resultaten från de olika försöksleden äro sammanställda i tabell 4.

Tabell 4. *Stjälkrötans intensitet (I), utbredning (U) och angreppsgrad (A) vid olika kombinationer N, P och K-gödsling. 4.409 plantor.*

Intensität (I), Ausbreitung (U) und Angriffsgrad (A) der Stengelfäule bei verschiedenen Kombinationen von N, P und K-Düngung. 4.409 Pflanzen.

Gödsling	Stjälkröta			Differenser i angreppsgrad		
	I 1—10	U %	A ‰	mellan	värde	D/m
Ingen (0)	3,7 ± 0,09	61 ± 2,8	221 ± 6,2	N — 0	+ 70	7,0
N + P	4,0 ± 0,03	65 ± 2,2	256 ± 10,8	P — 0	— 29	3,5
N + K	3,9 ± 0,10	70 ± 3,7	273 ± 17,4	K — 0	— 1	0,1
P + K	3,7 ± 0,07	56 ± 3,8	204 ± 17,3	N+P+K—0	+ 58	4,2
N	4,1 ± 0,07	72 ± 1,0	291 ± 7,8	Differenser i intensitet		
P	3,7 ± 0,09	52 ± 0,4	192 ± 6,0	mellan	värde	D/m
K	3,7 ± 0,12	60 ± 1,4	220 ± 10,3	N — 0	+ 0,4	3,6
N + P + K	4,0 ± 0,09	70 ± 1,9	279 ± 12,3	N — utan N	+ 0,3	5,2

De i tabell 4 anförda medeltalen grunda sig vartdera på beräkningar av cirka 550 plantor. Avsevärda och i flera fall signifikativa skillnader mellan de olika försöksleden framträda såväl beträffande stjälkrötans utbredning som dess angreppsgrad. Skillnaderna i sjukdomens intensitet äro förhållandevis mindre, men dock i ett par fall statistiskt säkra. Ett ganska utpräglat positivt samband råder mellan hög intensitet och hög utbredningsprocent. Några av de mera påtagliga differenserna i gödslingseffekt äro värda att närmare diskuteras.

Kvävegödslingen har medfört en säker ökning av angreppsgraden med 70 enheter i jämförelse med ogödslat. Komponenterna intensitet och utbredning visa båda i denna jämförelse en likartad, relativ och säker ökning av cirka 10 % (D/m 3,6 resp. 3,7). Det förtjänar emellertid att framhållas, att det siffermaterial, som legat till grund för tab. 4, erhölls vid en förhållandevis tidig tidpunkt — ifrågavarande år cirka 14 dagar före skörden — och att iakttagelser omedelbart före skörden antydde, att en då utförd beräkning skulle givit väsentligt större skillnader mellan kvävegödslat och ogödslat. Om man vidare jämför de fyra försöksled, i vilka kväve tillförts med de fyra försöksleden utan kväve, erhålles även här en säker skillnad i angreppsgrad (D/m 7,3); i detta fall är också differensen i genomsnittlig intensitet signifikativ (se tab. 4).

Kaligödslingen har i försöket icke påverkat angreppsgraden.

Fosforsyregödslingen har medfört en säker minskning av angreppsgraden med 29 enheter i jämförelse med ogödslat. Denna effekt grundar sig, till skillnad mot den i motsatt riktning gående kväveeffekten, endast på att utbredningen (%-talet angripna plantor) ändrats, under det att inga skillnader i intensitet kunnat påvisas.

En jämförelse mellan kvävets och fosforsyrans enskilda effekter i detta försök visar att det förstnämnda kraftigare ökat angreppsgraden än det sistnämnda sänkt densamma. Denna kraftiga kväveeffekt gör sig även gällande i samspelet mellan N och P; i försöksled nr 2 (N + P) är angreppsgraden förhållandevis hög och differensen mellan fullgödslat och ogödslat är vidare med 58 enheter statistiskt säker. Med hänsyn till att försöksjorden vid ifrågavarande tillfälle var relativt väl försörjd med fosfat och kali (fosfatklass 5, kalitillstånd 3), är det sannolikt, att en mera utpräglad fosforsyreeffekt skulle kunna erhållas på näringsfattigare jord. Det är även möjligt, att i så fall en viss kalieffekt i samma riktning som fosforsyrans skulle göra sig gällande.

De ur detta gödslingsförsök erhållna resultaten beträffande fosforsyrans inverkan bekräfta den i föregående avsnitt av detta kapitel omnämnda iakttagelsen angående negativ korrelation mellan fosfattal och stjälkrötans angreppsgrad. I stort sett överensstämma resultaten även med tidigare gjorda iakttagelser angående N, P och K inverkan på andra parasitära svampsjukdomars angreppsgrad. Beträffande kväveeffekten äro meningarna visserligen synnerligen delade, men i flertalet fall synas rikliga kvävegivor medföra en ökning av angreppsgraden såväl vid äkta parasitära som vid pertofytiska svampsjukdomar. Ofta krävas emellertid extrema kvävegivor för att effekten skall komma till synes [svartrost, STAKMAN & AAMODT (1924) m. fl.]. I fråga om kali förekomma i litteraturen åtskilliga allmänna uppgifter om en resistensökande effekt d. v. s. enligt den här använda terminologien en minskning av angreppsgraden [SCHAFFNIT & VOLK (1927), BÖNING (1935) m. fl.] men några fullt entydiga försök med kaliverkan mot pertofyter synas ännu ej föreligga. Av fosforsyretillsats förorsakade minskningar av angreppsgraden ha däremot vid flera tillfällen säkert påvisats; endast i ett par undantagsfall har ökad fosforsyregiva haft motsatt effekt [linrost, HART (1926)]. Beträffande fosforsyran är vidare att märka, att även ett starkt underskott av detta ämne i vissa fall kan medföra en minskning av angreppsgraden genom att plantorna svältfödas och brådmogna, varvid vävnaderna kunna bliva överkänsliga för parasitära (pertofytiska?) angrepp och genom intorkning hejda desamma »pseudoimmunitet» [BÖNING (1935)].

De gjorda iakttagelserna angående kvävets och fosforsyrans inverkan på den av *Phoma betæ* orsakade sjukdomsbilden på fröbetor överensstämma följaktligen i stort sett med tidigare erfarenheter om dessa ämnens effekt på

ett växtparasitärt sjukdomsförlopp. Med hänsyn till försöksjordens goda fosfatförsörjning (klass 5) är det icke sannolikt att någon av stark fosforsyrebrist orsakad »pseudoimmunitet» förelegat i de ogödslade parcellerna, i vilket fall de verkliga N och P effekterna blivit mera svårtolkade (den förra mindre, den senare större än i det aktuella fallet). Det är vidare icke troligt, att någon »pseudoimmunitet» för stjälkrötans del ger sig tillkänna förrän vid extremt låga fosfattal, då erfarenheterna från olika fröodlingar (Tab. 2) visa att starka angrepp kunna uppträda vid så låga fosfattal som 5 à 6 (= klass 3).

3. Mark- och luftfuktighet.

Vid åtskilliga i växthus utförda infektionsförsök gavs tillfälle att iakttaga luftfuktighetens betydelse för stjälkrötans sjukdomsförlopp. För att en infektion, som normalt uppstår genom kontakt mellan *Phoma*smittat blad och stjälk, skall lyckas, erfordras praktiskt taget 100 % luftfuktighet i närheten av kontaktytan. Under 97 % relativ fuktighet erhölls vid ett temperaturområde mellan 12° och 25° inga nekroser. Även för de vid mättad atmosfär bildade nekrosernas senare tillväxt är luftfuktigheten av utslagsgivande betydelse; i stort sett normal tillväxt iakttogs sålunda mellan 95 och 100 % under det att ett m. e. m. fullständigt stillastående av nekrosutbredningen inträdde mellan 60 och 85 % relativ fuktighet.

Vid inventeringar av stjälkrötans utbredning i olika betfröodlingar sommaren 1942 observerades att särskilt många primära stjälknekroser voro under utveckling i sådana odlingar, där någon av de föregående dagarna häftiga regn fallit. För att framställa liknande, men i viss mån kontrollerbara betingelser gjordes på eget försöksfält i Åkarp följande sommar ett mindre försök. I mitten av juli utvaldes 8 intill varandra växande betfröplantor samtliga utan egentliga stjälkrötesymptom men med *Phoma*bladfläckar på ett eller flera av de nedre bladen. Under 5 dagar (20/7—24/7 1943) begjöts 4 av plantorna dagligen med vardera 10 liter vatten, vilket ungefär motsvarar en sammanlagd nederbördsmängd av cirka 100 mm. Vid periodens slut observerades på de bevattnade plantorna flera vid stjälkarna fastklibbade basalblad, på de 4 kontrollplantorna endast något enstaka. Efter 10 dygn graderades stjälkröteintensiteten på de 8 plantorna. Samtliga 4 bevattnade plantor voro angripna med intensiteterna 2, 3, 2, 1 under det att endast 2 av de 4 kontrollerna hade angripits, båda med intensiteten 1. Det är mycket sannolikt, att den ökade mark- och luftfuktigheten under bevattningsperioden åstadkommit denna tydliga ökning i angreppsgrad för de bevattnade plantornas del.

För att få säkrare siffermässiga belägg på fuktighetens inverkan utfördes 1944 i Åkarp ett bevattningsförsök med större parceller, vilket emellertid på grund av den extrema torkan under augusti icke gav något utslag. I parcellerna utsatta

termohygrografer visade, att bevattningen (5 mm. vid fyra tillfällen) endast medfört en så obetydlig ökning av relativa luftfuktigheten som cirka 5 % under de närmaste timmarna efter varje behandling, en under de rådande miljöförhållandena för sjukdomsförloppet tydligen betydelselös ökning.

De i detta kapitel framlagda iakttagelserna visa, att kväve- och fosfatgödslingen samt fuktigheten i större eller mindre grad kunna påverka stjälkrötans intensitet och utbredning. Det är emellertid troligt, att även andra, svårare kontrollerbara faktorer i minst lika hög grad äro ansvariga för sjukdomens olikartade uppträdande på olika fält. Av stor betydelse är sannolikt den lokala tillgången av primärt infektionsmaterial. Enligt min uppfattning utgöres detta till väsentlig del av askosporer av *Pleospora betæ*, en smittokälla, som tidigare diskuterats (Sid. 20). Även rad- och plantavståndet i fröodlingarna torde med hänsyn till erfarenheter från likartade sjukdomar med blad- och stjälknekroser på andra växter [NIELSEN (1933) m. fl.] spela en viss roll; en minskning av dessa avstånd skulle på grund av den härigenom ökade luftfuktigheten i beståndets nedre delar sannolikt medföra en ökning av stjälkrötans angreppsgrad.

Av de föreliggande erfarenheterna angående sjukdomens etiologi och relativa oberoende av yttre faktorer, såsom markreaktionen och bortillgången i jorden (Kap. VI, 2), framgår vidare, att stjälkrötan på fröplantorna i motsats till övriga av *Phoma betæ* orsakade sjukdomstyper på andra utvecklingsstadier av betor, icke är någon typisk dispositionssjukdom. Den uppträder sålunda i större eller mindre frekvens på alla de jordar, där betfrö odlas. Fröplantornas utpräglade mottaglighet innebär, att på detta värdväxtstadium särskilt gynnsamma betingelser för parasitens reproduktion erbjudas, såväl på vegetativ väg med pyknosporer, som på sexuell väg med askosporer. Genom de förstnämnda sprides *Phoma betæ* till fröet och genom de sistnämnda vidmakthålles sjukdomen år från år på samma lokal.

III. Parasitens morfologi och utvecklingshistoria.

1. Vegetativa stadier.

Föregående undersökningar. Hos *Phoma betæ* har pyknidernas yttre morfologi och den karakteristiska uttömningen av sporerna i form av långa, slemmiga, snodda strängar först beskrivits av FRANK (1892 och ff.) och KRÜGER (1893). Samma författare studerade även pyknosporernas groning på olika substrat. I vatten och näringslösningar svälla de mogna, äggformiga sporerna till mångdubbla volymen och antaga klotform, varefter genom partiell insnörning ett eller flera ytterligare klot bildas, innan den egentliga groddslangen utväxer. På äldre blad av förstaårsbetor bildas små appressorier, innan hyferna tränga genom epidermis

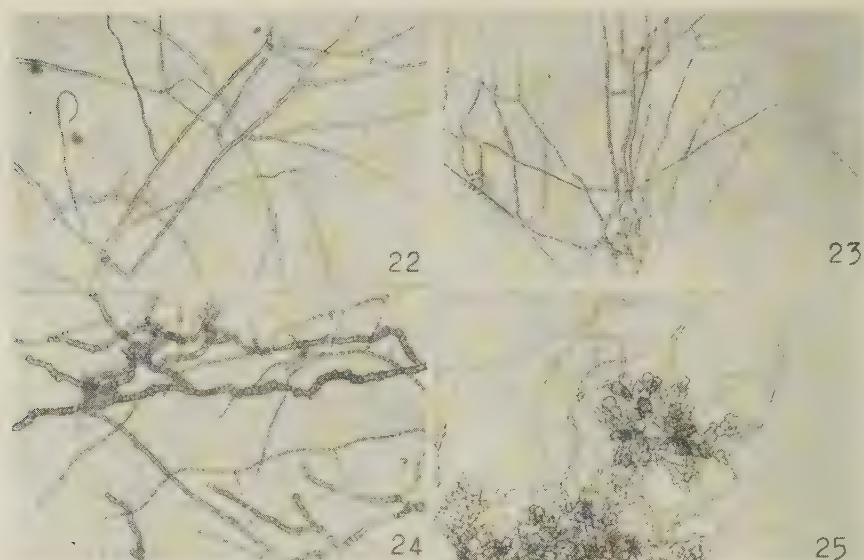


Fig. 22—25. *Phoma betæ*. 22—23 Yngre, 24 äldre substrathyfer. 25 Klamydosporbildning å luftmycelet. x 120.

Phoma betæ. 22—23 Junge, 24 ältere Substrathyphen. 25 Klamydosporenbildung am Luftmyzel. x 120.

in i parenkymvävnaderna. Svampens morfologi i kultur har vidare studerats av Edson (1915), som även angiver mått på pyknider och pyknosporer. Några cytologiska undersökningar föreligga icke.

Egna undersökningar. De vegetativa hyferna äro såväl i värdväxten (Fig. 12—14) som på syntetisk näringsagar (Fig. 22—25, 34—35) flercelliga och rikt förgrenade av normal askomycettyp. Hyfdimensionerna variera mycket; hyfbredden från 2 till 12 μ och cellernas längd från 5 till 80 μ. Trots att avsevärda makroskopiska skillnader föreligga mellan olika *Phoma*biotypers tillväxtbild i kultur (Kap. IV, 2), kunna icke några häremot svarande skillnader i de enskilda hyfcellernas mikroskopiska struktur fastställas. I yngre stadier äro alla hyfer hyalina, men redan efter några dygn förtjockas cellväggarna i de bredare hyferna och en m. e. m. starkt brun eller brungrön pigmentering av cellväggar och cellinnehåll inträder. De smalare hyferna samt de finare förgreningarna av de pigmenterade mycelsträngarna förbliva hyalina även i äldre kulturer. Anastomoser mellan olika hyfer äro vanliga (Fig. 23) även i sammanväxningszonen mellan olika biotyper, vilket visar att heterokaryotiska hyfceller kunna bildas. Stabila heterokaryotiska mycel tyckas däremot icke kunna utväxa från dylika celler, i varje fall ej i kultur. Upprepade försök med varierande metodik att framställa mycel av sådan typ genom

samtidig ympning på näringsagar av hyfer eller pyknosporer från morfologiskt olika biotyper misslyckades och endast någon av eller båda de ursprungliga komponenterna utväxte homokaryotiskt, i de senare fallet i väl skilda mycelsektorer. Någon aversion mellan biotypolika mycel observerades icke och ej heller någon specifik kulturreaktion vid en hyfsammanväxning av dylika mycel. Cellerna äro flerkärniga, i de mindre förekomma varierande tal från 1 till 20, i de större förekomma ända till ett 100-tal kärnor (Fig. 34, 35). Kärnstrukturen ter sig med de här använda fixerings- och färgmetoderna (Noten Sid. 11) som en sfärisk kromatisk centralkropp med ett omgivande ljust skikt av karyolymfa. Inga entydiga kärndelningsfigurer observerades.

Förutom de tidigare kända pyknosporerna iakttogos i det föreliggande materialet av *Phoma betæ* två förut icke beskrivna vegetativa reproduktionstyper med enskilda, direkt från hyferna avsöndrade celler eller cellgrupper. Den första typen förekommer endast i substratmycelet. I vissa partier av starkt pigmenterade hyfer bildas rader av korta, nästan isodiametriska celler med förtjockade tvärväggar (Fig. 24). Om substratet intorkar, sönderfalla dylika hyfer i oidieliknande fragment, bestående av enstaka celler eller korta cellrader. Vid överflyttning till färska substrat gro dessa med en eller flera hyalina hyfer, vilka sedan utväxa till normala *Phoma*-kolonier. Den andra vegetativa reproduktionstypen utgöres av på luftmycelet bildade hyalina, i regel sfäriska, relativt tjockväggiga klamydosporer. De utvecklas i täta klungor genom interkalära eller terminala insnörningar av uppsvällda, rikt förgrenade, grova luftmycelhyfer (Fig. 25). Groningsförsök med dylika klamydosporer, som utpreparerats från ända till ett år gamla *Phoma*kulturer och överflyttats till ny näringsagar, visade god grobarhet med riklig mycelutveckling. På värdväxten bildas under normala miljöbetingelser endast sällan luftmycel och följaktligen ej heller klamydosporer av denna typ, men vid ökad luftfuktighet, t. ex. om angripna fröbetstjälkar placeras i fuktig kammare, utvecklas åtminstone från några av nekroserna luftmycel med klamydosporer.

Pyknidbildningen igångsättes i regel genom att två eller flera pigmenterade substrathyfer sammanväxa (Fig. 27) mera sällan genom en interkalär ansvällning på enskilda hyfgrenar (Fig. 26) eller genom en kombination av båda typerna. I det förra fallet sker en tät hopgyttring av hyferna till ett plektenkymatiskt vävnadsparti, ur vilket efter snabb centrifugal tillväxt de urneliknande pykniderna differentieras (symfyogen typ). I det senare fallet uppstår ur de interkalära ansvällningarna genom oregelbundna cellväggsbildningar i tre dimensioner kompakta cellkomplex, ur vilka fruktkropparna utvecklas (meristogen typ). Liknande utvecklingstyper ha tidigare utförligt beskrivits hos andra pyknidbildande svampar; den förra hos *Cicinnobolus* [De Bary (1870)], den senare hos *Cucurbitaria* m. fl. [Tulasne (1862)].

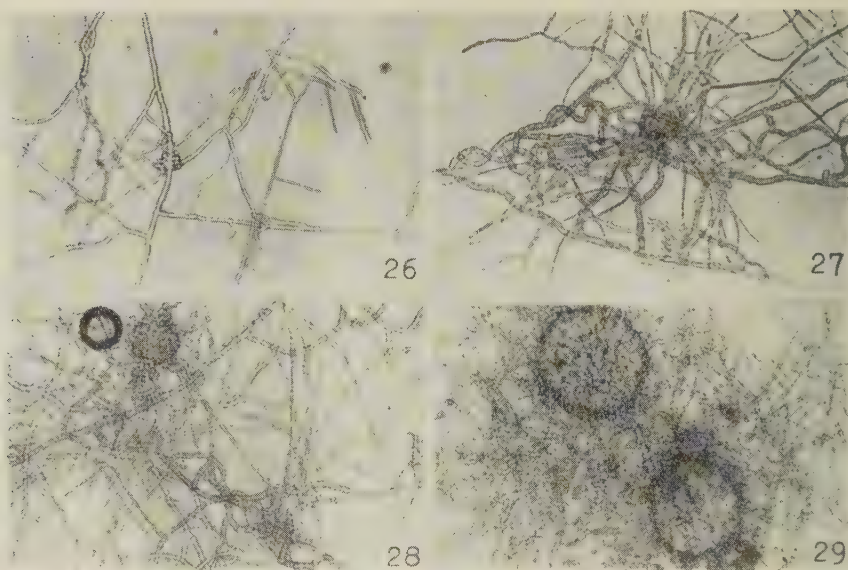


Fig. 26—29. *Phoma betæ.* Pyknidbildning. 26 Meristogen typ. 27 Symfyogen typ. 28—29 Pyknider i olika stadier. x 120.

Phoma betæ. Pyknidenbildung. 26 Meristogener Typ. 27 Symphyogener Typ. 28—29 Pykniden in verschiedenen Stadien. x 120.

Hos *Phoma conidiogena* förekommer båda typerna, den förra företrädesvis på näringsrika substrat [Dodge (1923)]. Några väsentligare avvikelser från dessa tidigare beskrivningar observerades icke hos *Phoma betæ*, varför ett detaljerat upprepande av utvecklingsförloppet har ansetts överflödigt.

De på värdväxten bildade pyknidernas vägg består av 5—7 cellskikt, av vilka de yttre äro m. e. m. starkt sklerotiserade (Fig. 30). På näringsagar äro väggarna tunnare och sklerotiseringen utebliver ofta (Fig. 31). Pyknosporernas storlek mättes till 5,4—6,6 × 2,8 — 4,5 μ, vilka värden ligga centralt inom de av Edson (1915) angivna, vidare variationsgränserna. Sporerna bildas akrogent från korta ogrenade hyfer, som bekläda hela inre väggytan (Fig. 36). I plasman finnas flera med hämatoxylin och kristallviolett starkt färgbara kärnliknande kroppar; med Feulgens nuklealreaktion får man emellertid tydliga bilder, som visa, att varje spor endast innehåller en kärna (Fig. 37). I destillerat vatten börjar den egentliga groningen d. v. s. utväxandet av groddslangar efter svällningen efter cirka 16 timmar vid 20° och 25°. Groningsminimum ligger mellan 0° och 5°, optimum mellan 20° och 25 och maximum mellan 30° och 35°. Tillsats av 1 % glykos förändrar icke läget av kardinalpunkterna, men försenar groningen ett par timmar. Grobarheten är i dessa medier god, 98—100 %.

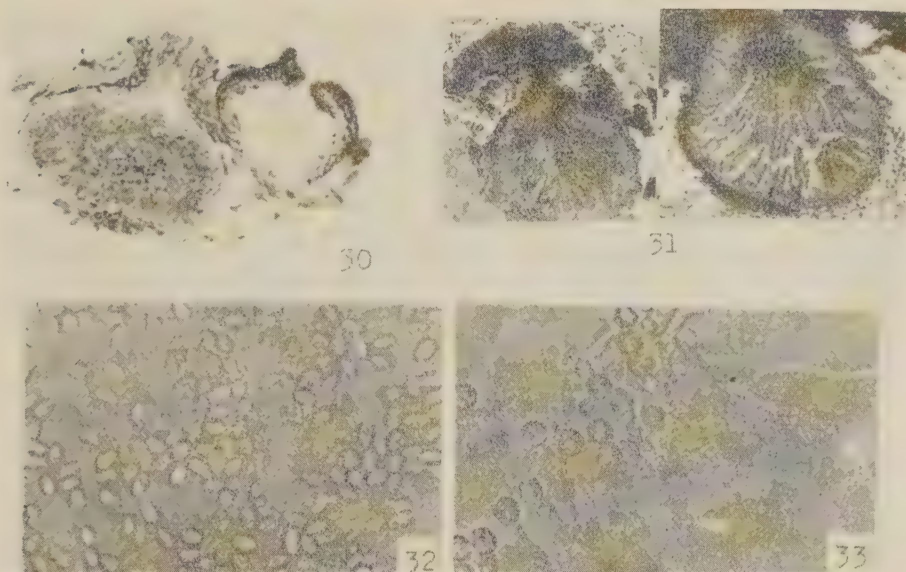


Fig. 30—33. 30 *Phoma*pyknider på värdväxten. 31 Samma på näringsagar. 32 Pyknosporer. 33 Pyknosporgroning. Fig. 30—31 x 120. Fig. 32—33 x 500.

30 *Phoma*pykniden an der Wirtspflanze. 31 Dieselbe auf Nähragar. 32 Pyknosporen. 33 Keimung der Pyknosporen. Fig. 30—31 x 120. Fig. 32—33 x 500.

2. Det sexuella stadiet.

Föregående undersökningar. PRILLIEUX och DELACROIX funno redan år 1891 på döda bladskaft av förstaårsbetor fruktkroppar av en askomycetart, som nybeskrevs under namnet *Sphærella tabifica* [=*Mycosphærella tabifica* (P. & D.) Johans.] och som på grund av värdväxten och förekomsten tillsammans med *Phoma*pyknider antogs utgöra det sexuella stadiet av *Phoma betæ*. Det genetiska sambandet mellan pykniderna och askomycetfruktkropparna bevisades emellertid icke genom kultur- och infektionsförsök med askosporer, varför antagandet icke kan tillmätas något större värde. Om man bortser från en i samma avseende ofullständig observation av PALM (1934), som på döda betblad fann några omogna askomycetfruktkroppar, vilka antogos höra till ifrågavarande art, har *Mycosphærella tabifica* i samtliga senare undersökningar över *Phoma betæ* ej kunnat återfinnas. Trots detta osäkra underlag finner man, att *Mycosphærella tabifica* i moderna mykologiska och växtpatologiska handböcker [GÄUMANN & DODGE (1928), KIRCHNER (1923), SORAUER (1928), HEALD (1933). GWYNNE-VAUGHAN & WILLIAMSON (1937)] utan reservation angives som det sexuella stadiet till *Phoma betæ*. Denna uppgift är emellertid felaktig, vilket framgår av nedanstående iakttagelser.

Egna undersökningar. Under vintrarna 1942—43 och 1943—44 gjordes med jämna mellanrum observationer på *Phoma*infekterade stjälkar av fröbetor, vilka utlagts i det fria för övervintring i syfte att på så sätt framkalla

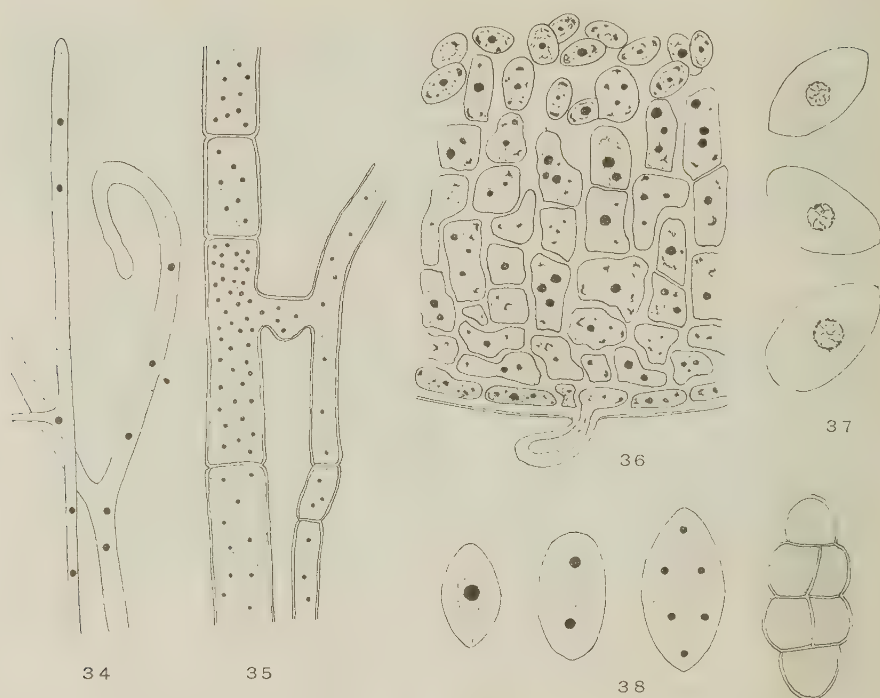


Fig. 34—38. 34—35 Yngre och äldre *Phoma*hyfer. 36 Pyknosporbildning. 37 Pyknosporer. 38 Askosporer av *Pleospora betæ* i olika mognadsstadier. 34—36, 38 x 1200, 37 x 3000. 37 Feulgen, övriga hämatoxylin.

34—35 Jüngere und ältere *Phoma*hyphen. 36 Pyknosporenbildung. 37 Pyknosporen. 38 Ascosporen von *Pleospora betæ* in verschiedenen Reifestadien. 34—36, 38 x 1200, 37 x 3000. 37 Feulgen, übrige Hämatoxylin.

parasitens perfekta stadium. Vid provtagningarna konstaterades en m. e. m. riklig förekomst av askusfruktkroppar tillhörande olika svamparter. Några av dessa såsom *Pleospora herbarum* (Pers.) Rabenh., *Chætomium elatum* Kunze samt en till arten ej bestämd *Cucurbitaria* uppträdde endast med ett fåtal individ i ett par av proven och kunde f. ö. knappast — i varje fall icke de båda sistnämnda — vara aktuella i detta sammanhang. För säkerhets skull framställdes dock ett 50-tal enaskosporkulturer på näringsagar ur fruktkropparna av den preliminärt till *Pleospora herbarum* bestämda arten. Denna kunde på grund av sin enl. olika källor angivna (De Bary, Winter m. fl.) men hittills ofullständigt utredda pleomorfi och plurivori möjligen misstänkas utgöra det eftersökta perfekta stadiet till *Phoma betæ*. Emellertid utvecklades i ensporkulturerna endast konidier av *Macrosporium sarcinula* Berk., varigenom såväl artens identitet med *Pleospora herbarum* (jfr.

BOLLE (1924)] som dess genetiska oberoende av *Phoma betæ* säkert fastställdes.

Större intresse tilldrog sig en förut icke känd askomycetart, vars fruktkroppar dominerade i flertalet prov (Fig. 39—42). Den nybeskrevs förra året under namnet *Pleospora betæ*. Den latinska diagnosen jämte diskussion av artens systematiska ställning återfinnes i Botaniska notiser (BJÖRLING 1944). Denna art utgör *Phoma betæs* verkliga sexuella utvecklingsstadium, vilket entydigt framgår av följande omständigheter.



Fig. 39. Askusfruktkroppar av *Pleospora betæ* på stjälk av fröbeta. x 5.
Schlauchfruchtkörper von *Pleospora betæ* auf Rübensamenstengel. x 5.

Vid olika tillfällen framställdes genom sedvanligt spridningsförfarande eller genom uttagning med mikromanipulator inalles 131 enaskosporkulturer av *Pleospora betæ*. I samtliga utvecklades *Phoma*pyknider med pyknosporer som till storlek och form väl överensstämde med motsvarande kroppar hos jämförelsematerial av *Phoma betæ*. Kulturernas allmänna tillväxtbild var vidare sådan, att de utan svårighet kunde infogas i tidigare isolerade biotypserier av *Phoma betæ* (Kap. IV, 2). Infektionsförsök med mycel och sporer ur dessa ensporkulturer på osårade stjälkpartier av betfröplantor resulterade i bruna strimnekroser av normal stjälkrötetyp, i vilka ånyo med *Phoma betæ* identiska pyknider bildades (Kap. IV, 3). Som komplettering till dessa försök gjordes även infektioner på betfrö, skördat från friska fröplantor. Frögyttringar ytsteriliserades i absolut alkohol under 15 minuter, varefter de sköljdes i sterilt vatten. De impregnerades sedan med mycel från några av ifrågavarande ensporkulturer genom påsmetning av agar innehållande tillväxande mycelspetsar, varefter de jämte oinfekterade kontroller såddes i krukor med vanlig trädgårdsjord. Typisk *Phoma*rotbrand konstaterades efter 20 dagar på 79 av de från infekterade frögyttringar uppväxande 126 plantorna och endast på 2 av de 73 kontrollplantorna. Av dessa odlings- och infektionsförsök framgår, att de från askosporerna av *Pleospora betæ* utväxande haploida mycelen i alla väsentliga morfologiska och patogena karaktärer äro identiska med *Phoma betæ* och att följaktligen ifrågavarande

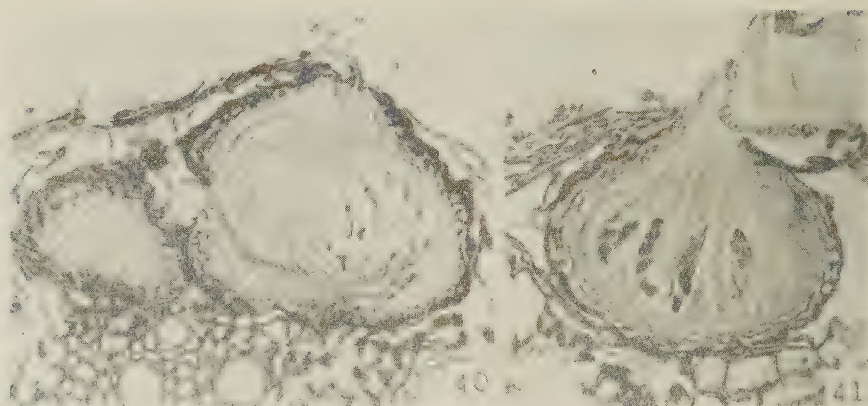


Fig. 40—41. Pseudothecier av *Pleospora betæ*. 40 Yngre stadium med enkärniga aski. 41 Äldre stadium. x 240.

Pseudothecien von *Pleospora betæ*. 40 Junges Stadium mit einkernigen Asci. 41 Älteres Stadium. x 240.

*Pleospora*art måste betraktas som denna parasitsvamps rätta sexuella utvecklingsstadium.

Utvecklingen av askusfruktkropparna hos *Pleospora betæ*, vilken studerades på mikrotomsnittat material, är i korthet följande. Redan på hösten (okt.—nov.) anläggas under värdväxtens epidermis fruktkroppsinitialerna som kompakta plektenkymatiska stromata. I dessas centrum differentieras ur flerkärniga askogoniala celler på ett sätt, som ej i detalj kunnat följas, askogena hyfer med tvåkärniga celler. Från dessa uppväxa spridda aski genom den till intertheciala trådar omvandlade plektenkymvävnaden (Fig. 40). Fruktkropparnas inre utfyllas med efter hand nybildade aski, arrangerade i ett m. e. m. tätt pseudohymenium (Fig. 41, 42). Utvecklingen följer sålunda den askolokulära typen NANNFELDT (1932) | och fruktkropparna äro följaktligen icke äkta perithecier. De benämnas i fortsättningen enl. v. HÖHNELS terminologi pseudothecier.

De unga aski äro, så snart de antagit de för ett dylikt organ karakteristiska konturerna, enkärniga. Kärnan är sannolikt diploid, bildad på normalt sätt genom sammansmältning av de två haploida, med en kromatisk centralkropp försedda kärnorna i den subterminala askogena hyfmodercellen. Fullt säkra bilder av själva kärnsammansmältningen iakttogos visserligen icke i det föreliggande materialet, men i några fall observerades i mycket unga aski primära askuskärnor med två kromatiska centralkroppar, ett förhållande, som talar för dessa kärnors diploida karaktär. Efter tre kärndelningar, av vilka sannolikt de två första i analogi med förhållandet hos övriga askomyceter representera reduktionsdelningen, bildas av den primära askuskärnan åtta till en början enkärniga, haploida askosporer. Genom ytterligare

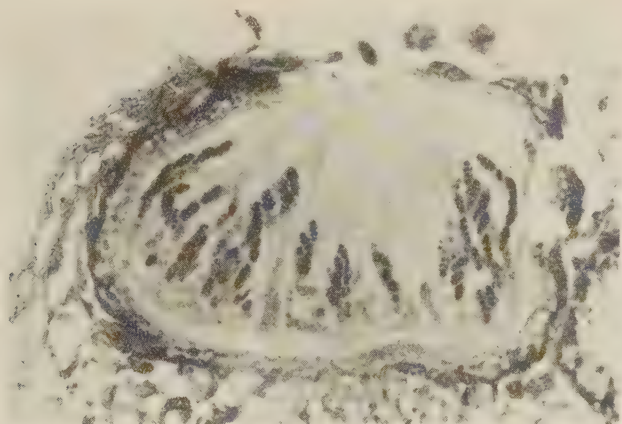


Fig. 42. Äldre pseudothecium av *Pleospora betæ* med mogna askosporer. x 240.
Älteres Pseudothecium von *Pleospora betæ* mit reifen Ascosporen. x 240.

cell- och kärndelningar differentieras de flercelliga och flerkärniga mogna askosporerna (Fig. 38, 43).

Anledningen till att de cytologiska förhållandena vid parasitens befruktning och reduktionsdelning icke noggrannare undersökts är, att ytterligare detaljer i detta speciella fall icke synas vara av något större värde ur rent växtpatologisk synpunkt. Av vikt vid bedömningen av parasitens variationsmöjligheter, i synnerhet dess eventuella förmåga till nybildning av patogena raser är emellertid det gjorda konstaterandet, att de cytologiska förhållandena vid den sexuella reproduktionen äro så gestaltade, att de icke utesluta möjligheten av en kärnsammansmältning mellan två genotypiskt olika kärnor d. v. s. korsbefruktning. För den föreliggande parasitens del har det nämligen genom genetisk analys av sporerna och enskilda aski (Kap. IV, 2) entydigt kunnat visas, att korsbefruktning med åtföljande utklyvning av nya biotyper verkligen förekommer i naturen. Då nu de ovan i huvuddrag skisserade kärnförhållandena vid askusbildningen icke stå i strid med resultaten från dessa askosporanalyser, torde en mera ingående cytologisk utredning av utvecklingsförloppet knappast vara befogad ur växtpatologisk synpunkt, även om en dylik skulle erbjuda åtskilliga detaljer av allmänt botaniskt intresse.

Pseudothecierna äro svarta, ungefär halvklotformiga sporhus, 230—340 μ breda och 160—205 μ höga, m. e. m. nedsänkta i värdväxtens yttre vävnader (Fig. 40—42). De mogna askosporerna äro ljust gulgröna, 19,5—25,0 μ långa och 8,5—10,0 μ breda. De äro i regel försedda med 3 tvärväggar och de två mellersta cellerna dessutom med 1 eller 2 längsväggar (Fig. 43). Askosporer med 4 eller 5 tvärväggar förekomma mera sällan och då vanligen två



Fig. 43—44. *Pleospora betæ.* 43 Aski. 44 Groende askosporer. x 350.
Pleospora betæ. 43 Asci. 44 Keimende Ascosporen. x 350.

eller fyra i en askus med i övrigt normala sporer. I ett fall iakttogs en askus med samtliga sporer med 4 tvärväggar, i några fall aski med 1 eller 3 dylika sporer. Denna oregelbundna fördelning tyder i och för sig på, att skillnaderna i antalet tvärväggar icke äro genotypiskt betingade, vilket för övrigt även bekräftades vid ett par av sporanalyserna. I två fall erhölls nämligen samma *Phoma*biotyp ur askosporer från samma askus med såväl 3 som 4 tvärväggar. Skillnaden i väggbildning var i dessa fall tydligen av rent modifikativ art, förmodligen orsakad av tillfälliga olikheter i näringstillförseln vid spordifferentieringen.

Askosporerna gro avsevärt snabbare än pyknosporerna; i destillerat vatten redan efter 1 à 2 timmar vid 20° och 25°. I regel utväxa flera groddslangar (Fig. 44). Dessa äro vid basen liksom pyknosporernas enda groddslang ofta försedda med en eller flera kulformiga ansvällningar (Fig. 44 till höger). Grobarheten är praktiskt taget 100-procentig. Temperaturpunkterna för groningen fastställdes vara desamma som för pyknosporerna, min. 0°—5°, opt. 20°—25° och max. 30°—35°. Askosporernas livslängd har ännu ej kunnat fastställas. I laboratoriet i torrt tillstånd förvarade pseudothecier innehöllo efter 20 månader fortfarande askosporer, av vilka cirka 80 % icke förlorat sin grobarhet.

IV. Parasitens variation.

Föregående undersökningar. FRANK (1896) antog befintligheten av olika fysiologiska raser inom arten *Phoma betæ* för att förklara, varför hans infektionsförsök, som avsågo att framkalla hjärtrötesymptom på blad av förstaårsbetor ibland utföllo positivt ibland negativt. Då vid dessa försök ingen hänsyn togs till markreaktionen eller bortillgången i jorden, är det dock mera troligt, att de ojämna resultaten betingats av någon av dessa faktorer. EDSON (1915) studerade tillväxten hos några stammar av *Phoma betæ* på olika substrat, men iakttog inga säkra morfologiska differenser mellan stammarna. Detta kan möjligen bero på att för detta ändamål olämpliga substrat använts (jfr. noten sid. 44 i detta meddelande). GÄUMANN (1925) konstaterade vid jämförande försök med 10 olika stammar av *Phoma betæ*, att vissa näringsfysiologiska skillnader (tillväxthastigheten vid olika socker- och kvävekällor) förelågo mellan några av stammarna.

Egna undersökningar. Med hänsyn till att en ingående kännedom om den patogena variationen hos parasiten är av väsentlig betydelse vid bedömningen av olika mot stjälkrötan tänkbara bekämpningsmetoders effektivitet, ansågs en utförlig undersökning påkallad. En utredning av denna fråga är vidare, om den uppläggеs på bredare basis, ej begränsad att gälla för de av parasiten orsakade symptomen på fröplantorna, utan resultaten därav kunna tillämpas även vid bedömningen av andra betsjukdomar, i vilka *Phoma betæ* medverkar, t. ex. rotbranden. Avsikten med undersökningarna har varit dels att få en uppfattning om storleksordningen av den aktuella, av genotypiska olikheter betingade variationen, dels att studera vilken betydelse man kan tillmäta den sexuella reproduktionen och eventuella mutationer som variationsorsaker.

1. Material och metodik.

Huvuddelen av svampmaterialet insamlades från olika betfröodlingar på så sätt, att nekrotiska vävnadspartier innehållande mycel och i vissa fall även pyknider utskuros från *Phoma*fläckar på stjälkar eller blad på angripna plantor och transporterades till laboratoriet i sterila glasrör. Renodling skedde efter ytsterilisering genom att mindre, mycelförande vävnadspartier från det inre av de utskurna blad- eller stjälkbitarna överfördes till näringsagar. I regel erhöllos på så sätt antingen omedelbart eller efter en överympning renkulturer av *Phoma betæ*, i vilka efter 4—5 dygn nya pyknider bildades. Dessa kulturer voro i så måtto rena, att inga artfrämmande svampar eller bakterier funnos närvarande. För vidare analysering av dessa förstahandsisoleringar och för säkerställande av genetiskt enhetligt mycelmaterial till de följande jämförande odlingsförsöken framställdes av pyknosporer ur en eller flera av pykniderna i varje isolering 3—5 ensporkulturer enl. gängse spridningsmetod [typ: DIMOCK (1937)]. I flertalet fall voro ensporkultu-

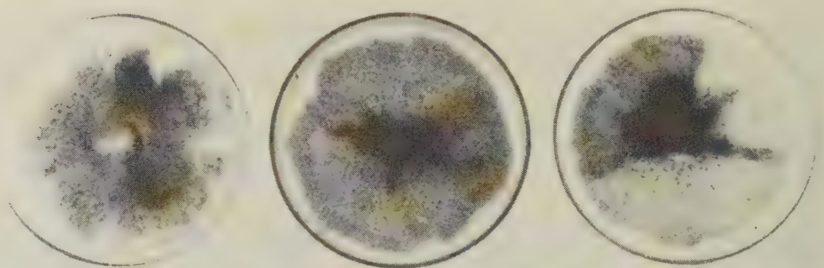


Fig. 45. Heterogena råkulturer från stjälknekroser innehållande olika *Phoma*biotyper.
Heterogene Rohkulturen aus Stengelnekrosen, verschiedene *Phoma*biotypen enthaltend.

rerna härstammande från samma isolering morfologiskt och fysiologiskt lika, i vilket fall de bedömdes tillhöra samma biotyp. Termen biotyp användes i enlighet med den av JOHANNSEN 1912 (1928) uppställda definitionen. I några fall voro de på så sätt framställda ensporkulturerna genotypiskt olika och följaktligen innehöll motsvarande förstahandsisolering två eller flera *Phoma*biotyper. Detta förhållande avslöjade sig f. ö. i regel innan sporuttagningarna genom uppkomsten av morfologiskt avvikande sektorer i resp. moderkulturer (Fig. 45). I intet av dessa sistnämnda fall med heterogena förstahandsisoleringar påträffades dock pyknider innehållande genotypiskt olika sporer; de biotypolika ensporkulturerna härstammade alltid från olika pyknider.

Materialets geografiska härstamning framgår av kartan (Fig. 46) och tabell 5. Inalles cirka 300 *Phoma*isoleringar gjordes från ett 50-tal betfröodlingar under åren 1942—1943. Från varje odling insamlades i regel minst två *Phoma*prov; på några fält företogos mera omfattande insamlingar för analys av biotypfördelningen inom fältet, varvid proven togos dels från olika plantor med inbördes avstånd varierande från några 100 till 1 meter, dels från olika blad och stjälkpartier på samma planta.

Dessa från angripna betfröplantor isolerade *Phoma*biotyper utgjorde kärnan av det i variationshänseende undersökta svampmaterialet. Då det ansågs önskvärt att dessutom låta de jämförande odlingsförsöken omfatta *Phoma*biotyper representerande övriga av denna parasitsvamp orsakade sjukdomstyper hos betor, isolerades på likartat sätt cirka 160 *Phoma*kolonier dels från förstaårsbetor med rotbrandssymptom eller med bladfläckar dels från nekroser på betsticklingar före och efter stuklagringen. Vidare erhöllos från betfrögyttringar, som lagts till groning på näringsagar, ytterligare cirka 550 isoleringar av svampen.

Slutligen infogades i försöken ett 60-tal *Phoma*biotyper, erhållna genom isolering och odling på näringsagar av askosporer från *Pleospora betæ*. Dessa

Tabell 5. *Phomamaterialets härstamning.*
Herstammung des *Phoma*materials.

Lokal	Antal isolerade biotyper	Lokal	Antal isolerade biotyper	Lokal	Antal isolerade biotyper
		Ö. Herrestad	2	Slågarp	5
Sydöstra Skåne:		Öståkra	2	Västrabo	2
Bollerup	2			Wemmenhög	3
Borrby	13	*Sydvästra Skåne:*		Åkarp	c:a 200
Edeskoga	2	Alnarp	9	Äspö	4
Gislöv	2	Anderslöv	2	Ö. Grevie	8
Glemminge	1	Annexdal	20	Ö. Klagstorp	2
Hagestaborg	6	Bedinge	5		
Hammenhög	2	Borggård	10	*Nordvästra Skåne:*	
Hannas	2	Dalköpinge	8	Allerum	3
Hedvigsdal	4	Hammarlöv	6	Boserup	2
Holmåkra	2	Hemmesdynge	5	Ekebo	1
Kvarnby	2	Hyby	7	Fjärestad	3
Löderup	2	Hököpinge	2	Glumslöv	2
Salarp	2	Kronotorp	9	Hilleshög	2
Sandby	7	Kungstorp	2	Källna	2
Tommarp	2	L. Isie	4	Mörarp	2
Wittskövle	61	Mellanköpinge	4	Ramlösa	2
Vranarp	2	Simlinge	2	Teckomatorp	2

enaskosporkulturer framställdes dels genom utplockning från spridningar på agarplattor dels genom direkt uttagning från askus med hjälp av mikromanipulator (Typ: ZEISS Mipu).

Odlingsförsöken, som i första hand avsågo att fastställa, huruvida man i kultur direkt kunde urskilja genotypiskt betingade olikheter i morfologiskt eller fysiologiskt avseende mellan olika isoleringar av *Phoma betæ*, utfördes i petriskålar med näringsagar (Växtskyddsanstaltens standardagar: glykos 25,00 g, KNO_3 5,00 g, KH_2PO_4 2,50 g, $MgSO_4$ 1,25 g, agar 15,00 g i 1.000 cc vattenledningsvatten). Genom förberedande metodologiska försök med fyra morfologiskt olika biotyper, odlade på detta substrat, studerades den modifikativa variationsbredden i kultur. Miljöinflytelser på kulturernas utseende, orsakade av olikheter i substratmängd, substratets ålder samt ympmaterialets beskaffenhet, undersöktes. Det konstaterades härvid, att den modifikativa variationen blev mycket obetydlig vid noggrant iakttagande av jämnhet hos substrat och ympmaterial. Parallellkulturer inom en och samma



Fig. 46. Karta över Skåne, angivande de lokaler, från vilka *Phoma*materialet insamlades. Skala 1 : 1 000 000.

Karte von Schonen mit Angabe der Lokale, an denen das *Phoma*material eingesammelt wurde. Skala 1:1 000 000.

biotyp, ympade med agarkuber innehållande i tillväxt varande mycelspetsar på färskt substrat, blevo i regel till utseendet nästan identiska (Fig. 47 och följande). Av särskild vikt för erhållande av jämnt och likartat utseende på kulturerna inom en biotyp är, att skikttjockleken i agarplattorna är lika (i detta fall 4—5 mm), samt att petriskålarnas botten är fullständigt plan. Större ojämnheter i dessa sistnämnda avseenden kunna åstadkomma märkbara morfologiska differenser inom samma biotyp.

Infektionsförsöken utfördes i växthus på växande betfröplantor, som uppdragits från i krukor planterade sticklingar; i laboratoriet på avskurna, ytsteriliserade fröstjälkar, vilka sönderklipptes till bitar av cirka 10 cm längd och förvarades i fuktiga kammare. I båda fallen placerades infektionsmaterialet bestående av antingen agarkuber med i tillväxt varande mycelspetsar eller vattendroppar med pyknosporer direkt på den osårade epidermisytan. På växthusplantorna anbragtes dessutom omkring infektionsstället ett bandage av filtrerpapper, vilket hölls fuktigt under de första 48 timmarna, varefter det avlägsnades. De olika *Phoma*biotypernas virulens bedömdes dels genom mätningar av de bildade nekrosernas utbredningshas-

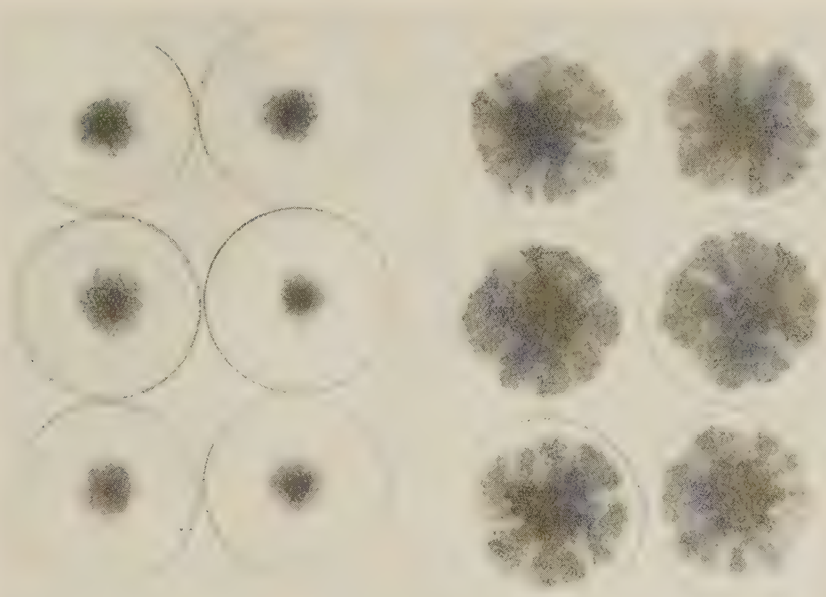


Fig. 47. Agarkulturer av en *Phoma*biotyp. Till vänster 7 dagar gamla, till höger 14 dagar gamla kolonier. Obetydlig modifikativ variation.

Agarkulturen von einem *Phoma*biotyp. Links 7 Tage alte, rechts 14 Tage alte Kolonien. Geringe modifikative Variation.

tighet, dels genom bestämningar av tidpunkten för pyknidbildningens början (fruktifikationstiden) samt antalet bildade pyknider per ytenhet.

För att i möjligaste mån säkerställa jämförelsen mellan de olika *Phoma*-biotypernas virulenser, anordnades laboratorieinfektionsförsöken i grupper. Inom varje grupp infekterades endast en värdväxtbiotyp (betfröplanta) med några olika *Phoma*biotyper. Detta möjliggjordes genom att till försöken endast utvaldes flerstjälkiga betfröplantor, av vilka ett tillräckligt antal stjälkbitar kunde erhållas. Med varje svampbiotyp utfördes inom varje grupp (en och samma värdväxtbiotyp) 3—5 infektioner. Genom att flera dylika grupper undersöktes parallellt och under samma betingelser, kunde jämförelser samtidigt erhållas, dels mellan olika *Phoma*biotypers virulenser på en bestämd betbiotyp, dels mellan en och samma *Phoma*biotyps virulens på olika betbiotyper.

2. Morfologisk variation.

Mycket tydliga olikheter i tillväxtbild framträda mellan ensporkulturer från olika härstamningar av *Phoma betæ*, om dessa odlas jämsides på lämpliga

näringssubstrat, t. ex. den ovan angivna syntetiska näringsagarn[1]). Olikheterna äro i regel så distinkta, att ingen tvekan föreligger vid ett särskiljande av bestämda typer ur en blandning av ett antal olika ensporkulturer, vardera representerad av en eller flera individ (kulturer i petriskålar). I många fall äro skillnaderna så avsevärda, att man kunde tro sig ha kulturer från olika svamparter framför sig. De till bestämda ensporkulturer bundna kulturkaraktärerna förhålla sig konstanta vid upprepade vegetativa förökningar genom mycel eller pyknosporympningar. I några fall har dessutom kunnat visas, att de lätt iakttagbara morfologiska skillnaderna mellan olika ensporkulturer även motsvaras av olikheter i patogent avseende (Kap. IV, 3). Dessa iakttagelser jämte det faktum, att den modifikativa variationen (mellan vegetativa förökningar från samma ensporkultur) under de givna odlingsbetingelserna är mycket obetydlig, motivera att ifrågavarande skillnader mellan ensporkulturer av olika härstamning uppfattas som genotypiskt betingade, och att dylika kulturer följaktligen representera olika biotyper inom arten *Phoma betæ*. Ett tillförlitligt stöd för denna uppfattnings riktighet erhölls vidare ur det förhållandet, att liknande, säkert genotypiskt betingade skillnader i vissa fall uppstodo i samband med den sexuella reproduktionen (olika biotyper inom avkomman från en och samma askus).

Bland de varierande kulturkaraktärerna märkas framförallt pigmenteringen och mycelsträngarnas makroskopiska struktur. Pigmentet, som börjar bildas i kulturerna efter 4 à 5 dagar och uppnår full styrka efter cirka 14 dagar, är dels mycelbundet dels utsöndrat i substratet. Det förra lokaliserat till de grövre hyfernas celler, är företrädesvis brunt i olika nyanser, mera sällan ljusgrönt. Det senare varierar mera; den vanligaste substratfärgen är violett av olika styrka, mera ovanliga äro bruna eller gröna eller mörkblå färgtoner, i sällsynta fall förekomma svagt skära, gula eller helt vita kulturer. Pigmentet är i regel jämnt fördelat över kulturen, ibland är dock ett bestämt parti i centrum starkare färgat, ibland förekomma för vissa biotyper karakteristiska, starkare pigmenterade koncentriska ringar av olika bredd. — Mycelsträngarnas olika tjocklek, förgrening och inbördes placering förlänar åt de olika biotyperna bestämda, makroskopiskt synliga strukturer, särskilt lätta att iakttaga i genomfallande ljus. En annan varierande kulturkaraktär är luftmycelets utformning. I regel är detta på det ifrågavarande substratet glest och hyalint, mera sällan mörkfärgat; hos vissa biotyper är det jämnt fördelat, hos andra begränsat till centrum och hos ytterligare andra utbildas det som en tydlig mer eller mindre bred krans omedelbart innanför kulturens periferi. Pyknidernas storlek, antal och fördelning

1) På andra substrat t. ex. maltagar äro dessa skillnader föga eller ej alls framträdande. Åtskilliga på syntetisk näringsagar mycket lätt urskiljbara biotyper företedde sålunda på maltagar exakt samma utseende; andra kunde endast med svårighet skiljas från varandra genom olikartade zoneringar i det på detta substrat mycket kraftigt utvecklade luftmycelet.

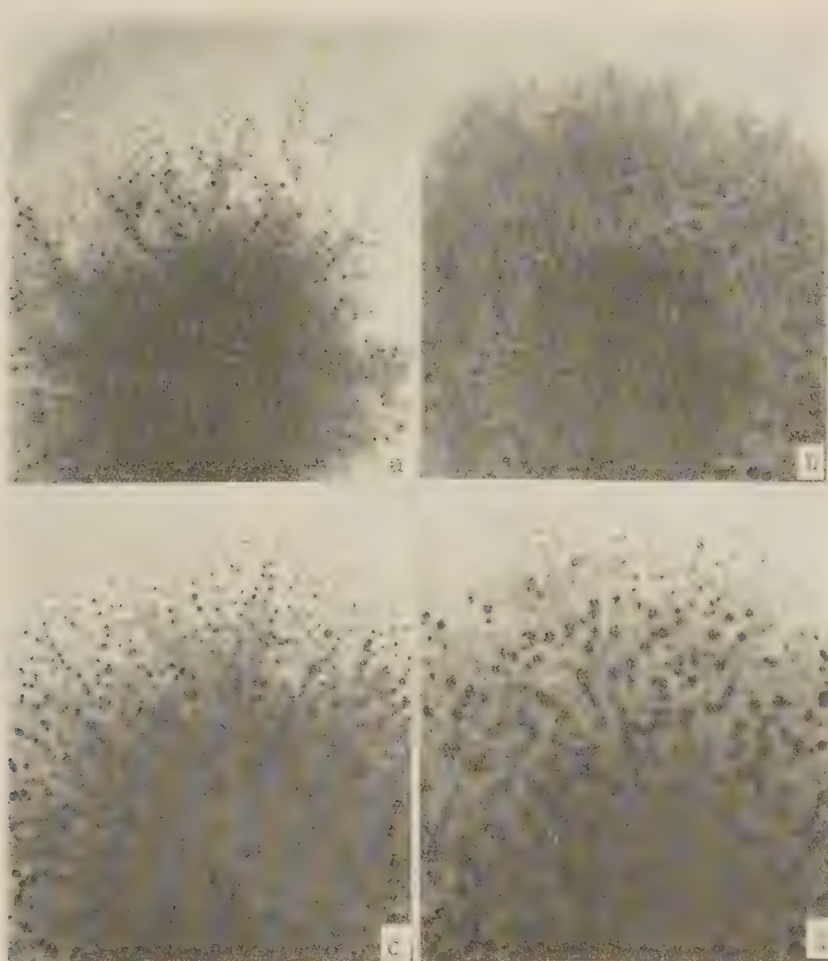


Fig. 48. Fyra olika *Phoma*biotypers pyknidfördelning på agar. a—d.
Die Pyknidverteilung auf Agar von vier verschiedenen *Phoma*biotypen. a—d.

äro andra exempel pa olikartat utformade kulturkaraktärer (Fig. 48). Även pyknosporproduktionen varierar avsevärt; hos vissa biotyper är den så riklig, att de gulvita spormassorna pressas ur pykniderna och flyta ned kring dessa, varigenom fruktkroppsfördelningen makroskopiskt röjes genom olika mönster av större eller mindre ljusa fläckar, som avteckna sig mot den i regel mörkare bakgrunden.

Genom sina olika, men typiska och konstanta kombinationer av ovannämnda kulturkaraktärer äro de olika biotyperna, som oftast avvika från

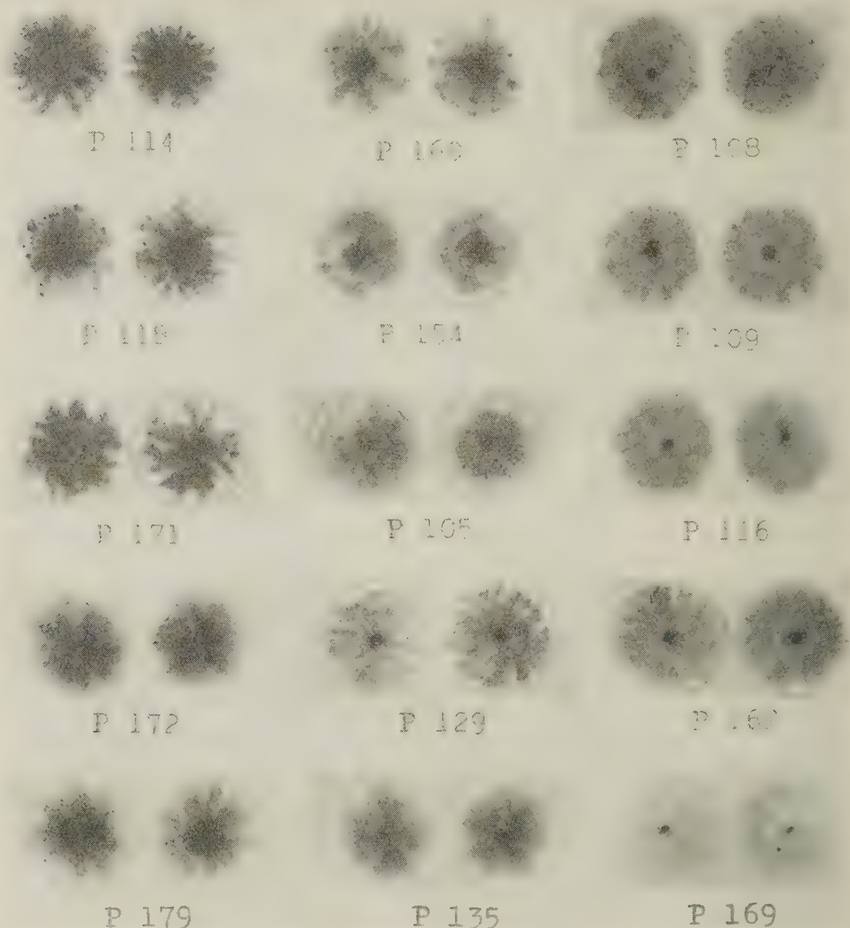


Fig. 49. Femton morfologiskt olika, ur stjälknekroser isolerade *Phoma*biotyper, vardera representerad av två kulturer.

Fünfzehn morphologisch verschiedene, aus Stengelnekrosen isolierte *Phoma*biotypen, jeder durch zwei Kulturen vertreten.

varandra i mera än ett av dessa avseenden, i regel mycket lätta att skilja åt även vid en flyktig besiktning. En så utpräglad mångformighet inom åtskilliga kulturkaraktärer utgör vidare teoretiskt sett en förutsättning för ett mycket stort antal olika kombinationer mellan dessa, var och en motsvarande en i kultur väl differentierad biotyp. I själva verket är också inom arten en avsevärd variation förverkligad; nära nog varje ny fältisolering, som icke göres i omedelbar närhet av en föregående, resulterar i en ny bio-

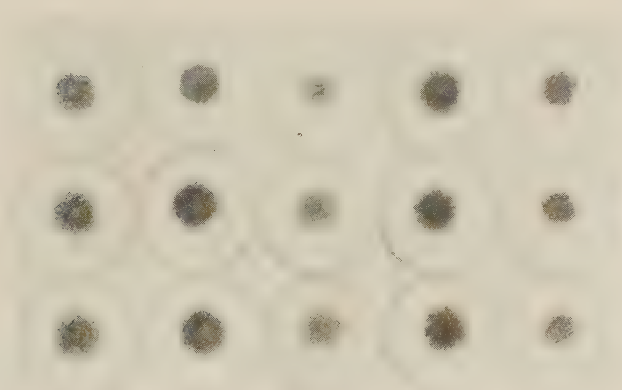


Fig. 50. Fem morfologiskt olika *Phoma*biotyper, vardera representerad av tre 6 dagar gamla kulturer.

Fünf morphologisch verschiedene *Phoma*biotypen, jeder durch drei 6 Tage alte Kulturen vertreten.

typ. Ett försök att i bild återgiva en del av denna mångformighet har gjorts i fig. 49, där 15 biotyper, vardera representerad av två individ (kulturer i plattor), äro fotograferade i genomfallande ljus. Bilden ger dock endast en svag föreställning om de verkliga skillnaderna, då blott den makroskopiska mycelstrukturen och ej pigmentering, luftmycelets anordning m. m. kunnat tillfredsställande reproduceras.

De hittills berörda egenskaperna hänföra sig till fullt utvuxna kulturer med en ålder av 14 dagar eller mera. I unga kulturer äro skillnaderna i regel ej så utpräglade; dock kan man ur ett större material lätt urskilja vissa morfologiskt olika biotyper redan i yngre stadier (Fig. 50). Under kultu-



Fig. 51. Olika tillväxthastighet hos fyra *Phoma*biotyper. Samtliga kulturer 8 dagar gamla.

Verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit bei vier *Phoma*biotypen. Sämtliche Kulturen 8 Tage alt.

rernas tidigare utveckling förekomma dessutom mätbara och mellan en del biotyper statistiskt säkra skillnader i tillväxthastighet (Fig. 51; Tab. 9).

Det stora antalet isolerade *Phoma*biotyper kunde på grund av bristande utrymme och otillräckligt antal kulturkärl icke odlas samtidigt i erforderligt antal upprepningar. Materialet indelas därför i 12 mindre grupper, representerande olika isoleringstyper av svampen eller utvecklingsstadier av värdväxten. Inom dessa grupper företräddes varje *Phoma*biotyp av 3—5 individ, varigenom tillförlitliga jämförelser möjliggjordes. Samtliga biotypers ursprung och beteckningar äro sammanställda i en gruppöversikt (Tab. 7 sid. 52).

Grupp 1. (1942). *Phoma*biotyper: P 1—P 85, P 1 008—P 1 033.

Materialet härstammade från betfröplantor i 38 olika odlingar i Skåne (Fig. 46). Sammanlagt 111 isoleringar gjordes, var och en från olika plantor, och i 106 av isoleringskulturerna erhöllos *Phoma*kolonier. Av dessa företedde 94 var för sig ett homogent utseende och bedömdes vardera bestå av endast en biotyp under det att 12 genom tydlig sektorbildning (Fig. 45) antydde närvaron av två eller flera olika biotyper. Vid följande ensporuttagningar ur samtliga ursprungskulturer och jämförelser mellan vegetativt förökade avkomlingar från respektive ensporkulturer kunde också icke mindre än 120 från varandra morfologiskt klart skilda *Phoma*biotyper särskiljas. 5 av dessa, vardera representerad av 3 kulturer återfinnas i fig. 50. I intet fall erhölls samma biotyp ur två olika isoleringar.

Grupp 2. (1943). P 101—P 139, P 152—P 181, P 1101—P 1119.

Denna grupp är i stort sett en upprepning av och bekräftelse på föregående. Materialet härstammade från fröplantor ur 14 olika odlingar. Sammanlagt gjordes från 88 olika plantor lika många isoleringar och härav erhöllos 88 *Phoma*kolonier. I 4 av dessa bildades sektorer. Inalles erhöllos efter sporisoleringar 92 olika *Phoma*biotyper, representerande en likartad variationsbredd som inom grupp 1. Femton av biotyperna, vardera företrädd av 2 individ, äro återgivna i fig. 49.

Grupp 3. (1943). P 1270—P 1299.

Materialet härstammade från bladfläckar på förstaårsbetor. Som tidigare framhållits är denna sjukdomstyp mycket mera sällsynt än stjälkrötan; endast enstaka plantor, i regel med inbördes avstånd av flera tiotal meter, äro angripna. Isoleringar, 30 till antalet, gjordes från lika många plantor i 3 betfält (Alnarp, Åkarp, Hyby). Av de 30 utväxande *Phoma*kolonierna särskildes 24 olika biotyper. Ingen av dessa förekom i mer än en av de tre odlingarna. En biotyp erhölls från 4, en från 3, en från 2 och en från var och en av de återstående 21 plantorna. Samtliga plantor växte på minst 10 meters avstånd från varandra. Individantalet per lokal inom denna grupp är något större än i de båda föregående och siffrorna därför ej fullt lik-

värdiga. En jämförelse av resultaten från grupperna 1—3 antyder trots detta att antalet olika *Phoma*biotyper relativt sett är mindre i fält med förstaårsbetor än i fröodlingarna. Detta sannolika förhållande diskuteras vidare i sammanfattningen (sid. 66).

Grupp 4. (1943). P 1212—P 1241.

I denna grupp liksom i de två följande har fördelningen av *Phoma*-biotyper mellan och inom enskilda angripna fröplantor studerats. 30 isoleringar gjordes från bladfläckar i eget försöksfält (Åkarp) därav 10 från lika många plantor, 10 från lika många olika blad på samma planta och slutligen 10 från olika svampfläckar på ett och samma blad. Av de 10 förstnämnda särskildes 9 olika biotyper, därav 1 gemensam för två olika plantor. Av de 10 följande erhöllos 6 olika biotyper, därav 1 gemensam för fyra och 1 för två blad. De 10 sistnämnda isoleringarna gåvo samtliga samma *Phoma-biotyp.*

Grupp 5. (1943). P 1183—P 1199.

Utgångsmaterialet utgjordes av två starkt infekterade fröplantsblad från en odling i Sandby (sydöstra Skåne). Från det ena bladet gjordes 10 isoleringar ur lika många fläckar, resulterande i en och samma biotyp. Från det andra bladet särskildes ur 7 råkulturer 3 olika biotyper, representerade av 3, 3 och 1 individ.

Grupp 6. (1943). P 201—P 276.

I denna grupp gjordes en noggrannare analys av biotypfördelningen på fyra bredvid varandra växande, starkt infekterade fröplantor i eget försöksfält (Åkarp). Utgångsmaterialet för ympning på näringsagar erhölls på följande sätt. Ur stjälknekroser utskuros efter ytsterilisering cirka 1 mm^3 stora vävnadspartier i grupper om fyra pr cm^2 och med cirka 1 dm mellan grupperna. Inalles gjordes 68 isoleringar, av vilka 52 utvecklade Phomakolonier. Biotypfördelningen framgår av tabell 6.

Tabell 6. *Fördelningen av 12 olika Phoma biotyper på 4 intill varandra växande betfröplantor.*

Die Verteilung von 12 verschiedenen *Phoma*biotypen auf 4 nebeneinander wachsenden Rübensamenpflanzen.

Planta	Isoleringar	Phoma kolonier	Olika biotyper	Antal individ per biotyp
1	20	20	7	9, 3, 2, 2, 2, 1, 1
2	16	9	5	3, 2, 2, 1, 1
3	16	13	5	7, 2, 2, 1, 1
4	16	10	2	7, 3
1—4	68	52	12	14, 10, 9, 5, 4, 2, 2, 2, 1, 1, 1, 1

Av tabell 6 kan man utläsa, att inalles 12 olika biotyper särskildes. Av dessa förekom 1 på tre och 5 på två plantor. Fördelningen av biotyperna på de sjutton olika provytorna av 1 cm² storlek på fröplantornas stjälkar, från vilka isoleringarna gjordes, var sådan, att i sju fall endast 1, i ytterligare sju fall 2 olika och i tre fall slutligen 3 olika biotyper per provyta isolerades.

Grupp 7. (1941). P 801—P 829.

Materialet härstammade från 100 betsticklingar, som på 7 olika platser i Skåne utplockades från stukor, omedelbart innan dessa täcktes för vintern (början av oktober). Insamlingen skedde ej slumpvis, utan endast sådana sticklingar, som företedde svarta eller bruna nekroser och därför kunde misstänkas vara infekterade av *Phoma*, utvaldes. Dylika sticklingar voro sällsynta; uppskattningsvis bedömdes de utgöra mindre än 1 promille av hela antalet. Sammanlagt 300 isoleringar gjordes efter ytsterilisering ur nekroser på betkroppens övre del eller på kvarsittande bladskaft. I några av dessa nekroser iakttogos *Phoma*pyknider vid uttagningen av ympbitarna. Endast 29 *Phoma*kolonier erhöllos emellertid av de 300 isoleringarna. Denna frekvens av endast cirka 10 % förefaller vara för låg och kan sannolikt förklaras av, att det i övriga råkulturer bildades snabbväxande kolonier av *Fusarium* spec., *Pullularia pullulans* (De Bary) Berkh. och jordbakterier, vilka i några fall torde ha undertryckt utvecklingen av *Phoma*. De 29 *Phoma*-kolonierna representerade lika många olika biotyper.

Grupp 8. (1943). P 830—P 838.

Materialet härstammade och isolerades liksom i föregående grupp från betsticklingar, men dessa utplockades från en stuka vid Alnarp på våren (mitten av april) efter övervintringen. Frekvensen nekrotiserade sticklingar var något större än i föregående grupp, men misstänkta *Phoma*infektioner bedömdes dock icke förekomma i mer än högst ett par promille av hela sticklingsantalet. Ur 120 isoleringar erhöllos endast 9 *Phoma*kolonier, vilka vid jämförelse visade sig bestå av 7 olika biotyper, därav 2 företrädda av två individ och 5 av en.

Grupp 9. (1944). P 301—P 391.

Ur 100 rotbrandsangripna groddplantor från ett betfält vid Wittskövle isolerades 91 *Phoma*kolonier. I 3 av dessa uppträdde sektorer med skilda biotyper. Efter sporuttagningar och vegetativa förökningar särskildes inalles 61 olika *Phoma*biotyper därav 1 med 17, 1 med 11, 1 med 5, 1 med 3, 1 med 2 och 56 med 1 individ.

Grupp 10. (1942). P. 2001—P 2600.

I denna grupp undersöktes *Phoma*frekvensen på betfrö. Från 10 av stjälkröta starkt och från 10 svagt angripna fröplantor (eget försöksfält Åkarp)

lades av vardera planttypen 300 frögyttringar till groning på näringsagar. En tredjedel av frögyttringarna utlades direkt utan förbehandling, en tredjedel sköljdes före utläggningen genom skakning i sterilt vatten (20 cc per gyttring) och en tredjedel ytsteriliserades först i absolut alkohol under 3 minuter och sköljdes därefter i sterilt vatten. Någon väsentlig skillnad i fråga om antalet föroreningar i råkulturerna mellan dessa förbehandlingar och direkt utläggning noterades icke. Av intresse var, att ej heller någon säker skillnad framkom mellan antalet *Phoma*kolonier från starkt och svagt angripna plantor. Av den förra typen erhöllos 273 *Phoma*kolonier ur de 300 isoleringarna; av den senare 276 ur 300. De sammanlagt 51 råkulturer, i vilka inget *Phoma*mycel makroskopiskt kunde urskiljas, innehöllo kolonier av *Fusarium* spec., *Macrosporium sarcinula* Berk. m. fl. saprofyter samt bakterier. Det är sannolikt, att åtminstone några av dessa dessutom innehöllo undertryckta, ej identifierbara *Phoma*mycel. Av de utlagda 600 frögyttringarna voro således praktiskt taget samtliga infekterade eller i varje fall behäftade med sporer eller mycelfragment av *Phoma betæ*.

I 31 av de 549 *Phoma*kolonierna uppträdde morfologiskt avvikande sektorer, vilka emellertid icke analyserades genom förökningar. I denna grupp uttogos ej heller enstaka sporer ur pykniderna i råkulturerna, utan de 549 kolonierna förökades direkt genom myceluttagningar. Vid jämförelse mellan dessa kunde 84 olika biotyper urskiljas med följande representation, antal individ/antal biotyper: 74/1, 51/1, 29/1, 24/1, 23/1, 21/1, 18/2, 17/1, 15/2, 14/1, 11/1, 10/2, 9/2, 8/3, 6/4, 5/4, 4/9, 3/8, 2/14, 1/25. En kompletterande analys av de 31 sektorerna i råkulturerna skulle sannolikt medfört en viss ökning av antalet olika biotyper inom gruppen (jfr. grupperna 1 och 2).

För att erhålla en uppfattning om någon skillnad i nedsmittningsgrad förelåg mellan frögyttringarna från starkt och svagt angripna plantor, vilket redan vid en okulär besiktning föreföll sannolikt, då pyknider kunde iakttagas på några av de förra men ej på de senare, gjordes även några spridningskulturer. Ur sköljvattnet från frögyttringarna från varje planttyp pipetterades och utspreds 0.5 cc till vardera 2×10 näringsagarplattor. Efter fyra dygn räknades antalet *Phoma*kolonier per platta med följande resultat: från starkt angripna plantor 5 plattor med > 20, 2 med 10—20 och 3 med 1—10 *Phoma*kolonier; från svagt angripna plantor 1 platta med 10—20, 3 med 1—10 och 6 med 0 *Phoma*kolonier. Av denna jämförelse framgår, att nedsmittningsgraden var avsevärt större på frögyttringar från av stjälkröta starkt angripna plantor. Att det trots detta icke framkom någon skillnad mellan antalet *Phoma*kolonier vid den direkta utläggningen på näringsagar från starkt och svagt angripna plantor, torde sannolikt bero på, att vävnaderna i en del av frögyttringarna från de svagt angripna plantorna ej voro i egentlig mening infekterade, utan endast härbärgerade ett mindre antal lösa pyknosporer eller mycelfragment på ytan.

Tabell 7. *Fördelningen av morfologiskt olika Phomabiotyper på 12 olika grupper.*

Die Verteilung morphologisch verschiedener *Phoma*biotypen auf 12 verschiedene Gruppen.

Grupp	Antal					Biotypernas	
	Loka-ler	Isole-ringar	*Phoma*kolonier		Olika biotyper	Beteckning P	Ursprung
			Homo-gena	Hetero-gena			
1......	38	111	94	12	120	1—85, 1008—1033	Fröbetor
2......	14	88	84	4	92	101—103, 1101—1119	»
3......	3	30	30	0	24	1270—1299	Bladnekroser 1. årsbetor
4......	1	30	30	0	16	1212—1241	Fröbetor
5......	1	17	17	0	4	1183—1199	»
6......	1	68	52	0	12	201—276	»
7......	7	300	29	0	29	801—829	Sticklingar
8......	1	120	9	0	7	830—838	»
9......	1	100	88	3	61	301—391	Rotbrand 1. årsbetor
10......	1	600	518	31	84	2001—2600	Frögyttringar
11......	1	89	76	(5)	26(+5)	501—539, 601—650	Askosporer Pleospora betæ
12......	1	105	97	(3)	37(+3)	550—581, 651—758	» »

Grupp 11. (1943, 1944). P. 501—P 539, P 601—P 650.

Utgångsmaterialet utgjordes av askosporer av *Pleospora betæ* från två övervintrade betfröplantor. Ur massaskosporspridningar på agar från flera pseudothecier uttogos vid skilda tillfällen med nål inalles 89 askosporer, av vilka 76 efter överflyttning till ny näringsagar utvecklade kolonier av *Phoma betæ*. 26 olika biotyper urskildes vid jämförelser mellan vegetativa mycelförökningar av dessa enaskosporkulturer. Biotyperna hade följande representation antal individ/antal biotyper: 10/1, 8/1, 7/1, 5/1, 4/3, 3/4, 2/7, 1/8. Vid ett tillfälle gjordes massaskosporspridning från ett enstaka pseudothecium, ur vilken 10 askosporer uttogos. Enaskosporkulturerna härifrån kunde fördelas på 5 *Phoma*biotyper med 3, 2, 2, 2 och 1 individ respektive.

Var och en av dessa från askosporer härstammande biotyper kunde till sin morfologiska typ utan svårighet inrangeras i vilken som helst av de föregående grupperna. Närmare jämförelse anställdes mellan grupperna 2 och 11, varvid en jämn serie av samtliga representanter kunde anordnas. Några av biotyperna från de båda grupperna voro, ehuru klart skilda i vissa kul-

turkaraktärer, dock ganska lika varandra. Stickprov från några representanter ur vardera gruppen visade inga skillnader i fråga om mycelets mikroskopiska struktur eller pyknosporernas storlek och form. Kompletterande bevis för att biotyperna inom grupp 11 verkligen tillhöra arten *Phoma betæ*, erhölls genom infektionsförsök på fröbetor med positiva resultat i form av typiska stjälknekroser med nya pyknider (Kap. IV, 3).

Grupp 12. (1943, 1944). P 550—P 581, P 651—P 758.

I denna grupp undersöktes variationen inom och mellan *Phoma*avkomlingar ur olika aski av *Pleospora betæ*. Utgångsmaterialet härstammade från 6 pseudothecier på två övervintrade betfröplantor. Askosporerna uttogos direkt ur askus med mikromanipulator. Ingen hänsyn togs härvid till sporernas placering inom askus. Askosporernas storlek och tjockväggighet underlättade uttagningsarbetet och flertalet grodde normalt efter överflyttning till näringsagar. Ur 14 aski uttogos inalles 105 sporer, av vilka 97 bildade *Phoma*kulturer. Avkomlingarna från vissa aski tillhörde samma biotyp; avkomlingarna från andra aski olika biotyper. För överskådlighetens skull äro resultaten från de jämförande odlingarna sammanställda i tabell 8.

Tabell 8. *Analys av Phomabiotyper från 14 olika aski av Pleospora betæ.*

Analyse von *Phoma*biotypen aus 14 verschiedenen Schläuchen von *Pleospora betæ.*

Askus nr	Askus typ	Antal			Beteckning P
		uttagna sporer	grodda sporer	morf. olika biotyper	
1	A	8	8	4	550—557
4	A	8	8	4	651—658
6	A	8	8	4	671—678
7	A	8	8	4	681—688
9	A	8	8	4	701—708
12	A	8	7	4	731—737
13	A	8	8	4	741—748
5	B	6	4	2	711—714
10	B	8	8	2	661—668
2	C	6	5	1	570—574
3	C	5	2	1	580—581
8	C	8	8	1	691—698
11	C	8	8	1	721—728
14	C	8	7	1	751—757
1—14	—	105	97	37	—

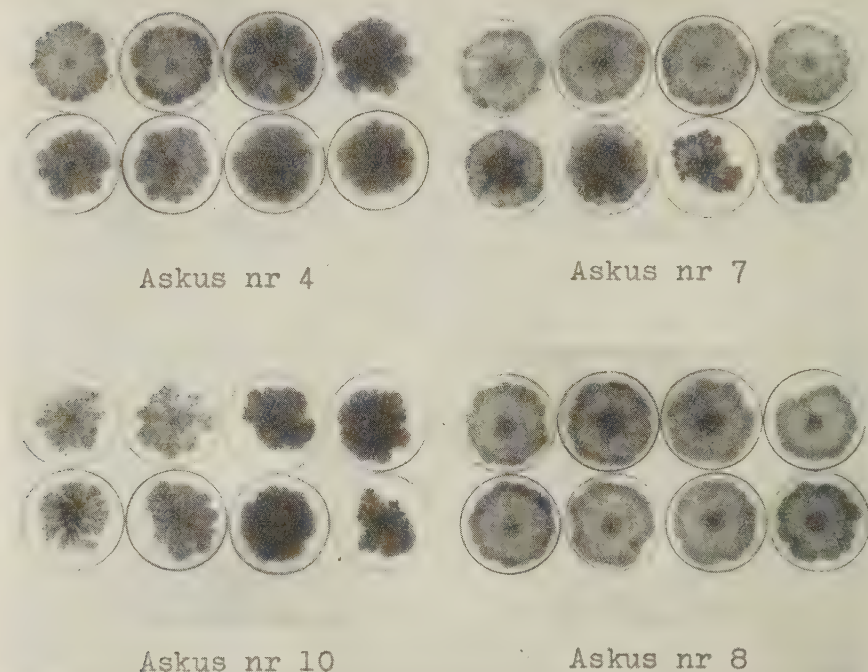


Fig. 52. Enaskosporkulturer från fyra aski av *Pleospora betæ*. Heterogen avkomma från askus nr 4, 7, 10. Homogen från askus nr 8. Förklaring i texten.
Einzelascosporenkulturen aus vier Asci von *Pleospora betæ*. Heterogene Nachkommenschaft aus Ascus Nr 4, 7, 10. Homogene aus Ascus Nr 8. Erklärung im Text.

Av tabell 8 framgår att inom avkomlingarna från 7 aski 4 olika biotyper per askus kunde urskiljas (typ A). I dessa fall var varje biotyp regelbundet representerad av två individ. De åtta ensporkulturerna från två aski (nr 4, 7) äro avbildade i fig. 52, där de två individerna tillhörande varje biotyp placerats bredvid varandra. I askus nr 4 äro de fyra biotyperna, strukturellt så olika, att de även kunna särskiljas å fotot, som är taget i genomfallande ljus. I askus nr 7 äro de fyra kulturerna i övre raden strukturellt lika, men tillhöra i själva verket två olika, genom pigmenteringen och luftmycelets anordning klart skilda biotyper. Kulturen längst till höger i nedre raden å detta foto innehåller en morfologiskt avvikande mycelsektor, vilken företeelse senare kommer att diskuteras (sid. 62).

Avkomlingarna från två aski (nr 5, 10) kunde icke med säkerhet fördelas mer än på två biotyper per askus (typ B). I det ena fallet erhöllos emellertid icke mer än fyra ensporkulturer, av vilka två tillhörde en och två en annan biotyp, varför detta fall kan tänkas tillhöra typ A. I det andra fallet

(Fig. 52 askus nr 10) kunde visserligen icke mer än två morfologiskt olika biotyper vardera representerad av fyra individ urskiljas, men ovanligt stora ojämnheter i bl. a. tillväxthastighet inom dessa antydde fysiologiska olikheter, vilka emellertid icke närmare analyserades. Förefintligheten av askustyp B inom det undersökta materialet är alltså tvivelaktig. I fem fall slutligen tillhörde avkomlingarna från varje askus endast en biotyp (Fig. 52 askus nr 8).

Det inom grupp 12 föreliggande materialet tillåter icke någon närmare genetisk analys, emedan de vid pseudotheciebildningen deltagande föräldrabiotyperna i dessa fall äro okända. Av växtpatologiskt intresse är emellertid konstaterandet, att olika biotyper kunna uppkomma i samband med den sexuella reproduktionen (askusbildningen), vilket visar att korsbefruktning i viss utsträckning förekommer inom arten. Att de sålunda nybildade biotyperna även äro olika i patogent avseende framgår av de i fortsättningen behandlade, jämförande infektionsförsöken.

Ovanstående slutsats angående förekomsten av korsbefruktning grundar sig på vår nuvarande kännedom om de parasitiska askomyceternas utvecklingshistoria, enligt vilken biotyperna (mycelen) äro haplonter med karyogami och meios förlagd till den unga askusen. Enligt denna uppfattning är det uppenbart, att utklyvningar av olika biotyper vid askosporbildningen endast kan ske efter korsbefruktning, d. v. s. efter ett sammanträffande av genotypiskt olika kärnor. Om polyploidi skulle föreligga, ett förhållande som hittills icke säkert påvisats hos euaskomyceterna och därför även för *Phoma*biotypernas del tills vidare synes mindre sannolikt, kan man i vissa fall teoretiskt förvänta en låg frekvens utklyvningar även efter självbefruktning. Så skulle vara fallet efter nyligen inträffad allopolyploidi med partiell eller ingen autosyndes. Uppkomsten av denna polyploidityp är emellertid som bekant förknippad med åtminstone någon föregående korsbefruktning. I en tänkt population med dylika allopolyploida *Phoma*biotyper med fortsatt uteslutande självbefruktning torde även antalet klyvande biotyper snabbt reduceras med tilltagande »homozygoti» inom populationen. Den förhållandevis höga frekvensen aski med heterogen avkomma i de föreliggande analyserna (Tab. 8) talar emot möjligheten av självbefruktande polyploida *Phoma*-biotyper. Utklyvningarna torde enklast kunna förklaras som en följd av föregående korsbefruktning. Det väsentliga ur växtpatologisk synpunkt är emellertid, som ovan framhållits, icke så mycket detaljerna i utklyvningsmekanismen, som fastmera själva förhållandet, att olika *Phoma*biotyper kunna bildas vid den sexuella reproduktionen.

De ovan framlagda analyserna visa, att arten *Phoma betæ* består av ett mycket stort antal i kultur morfologiskt skiljbara biotyper. I detta avseende intager arten emellertid icke någon särställning bland de parasitiska svamparna. Hos *Venturia inæqualis* har sålunda påvisats en morfologisk biotyprikedom av ungefär samma storleksordning [Schmidt (1935)]; även *Helmintosporium sativum* [Christensen (1925)] och *H. gramineum* [Isenbeck (1930)] bestå av populationer, som i kultur kunna uppdelas i ett stort antal

morfologiskt skilda biotyper. I dessa fall ha emellertid endast variationen mellan vegetativt förökade mycel (kulturer från konidier) undersökts och ej den sexuella sporproduktionens betydelse som variationsorsak.

3. Patogen variation.

För att undersöka huruvida de i föregående avsnitt berörda skillnaderna i kulturkaraktärer även motsvaras av skillnader i patogent avseende mellan *Phoma*biotyperna anordnades en del infektionsförsök. Dessa utfördes till en början på växande betfröplantor i växthuskammare, varvid jämförbara stjälkinfektioner gjordes med 2 à 3 *Phoma*biotyper (3—5 inf. per biotyp) på varje betfröplanta. Under de rådande försöksbetingelserna erhöllos i samtliga fall positiva resultat d. v. s. växande svampnekroser, och skillnader i tillväxthastighet kunde även noteras mellan några av *Phoma*biotyperna. På grund av svårigheter att hålla hög och jämn luftfuktighet under hela försökstiden blevo emellertid utslagen ojämna och någon statistisk säkerhet på de noterade skillnaderna uppnåddes icke.

Tillfredsställande jämnhet i utslagen erhölls vid fortsatta försök med infektioner på avskurna stjälkbitar i glasskålar, i vilka för samtliga försöksled jämn, praktiskt taget 100 % luftfuktighet rådde. Temperaturen var 18±2°. Samtidigt odlades varje *Phoma*biotyp i 5 upprepningar på näringsagar i petriskålar. Mätningar på 1 mm när utfördes varannan dag dels på stjälknekrosernas längdtillväxt dels på agarkulturernas radiära tillväxt. Mikroskopiska undersökningar av hyfernas fördelning inom nekroserna visade, att under dessa försöksbetingelser mycelutbredningen på cirka ½ mm när sammanföll med nekrosernas gräns mot frisk vävnad, varför måtten på de senare även kunna godtagas som mått på myceltillväxten.

Försöksserie 1. (1943). 7 olika *Phoma*biotyper isolerade från stjälknekroser på fröbetor från eget försöksfält i Åkarp (ur grupp 2 sid. 48) prövades på 6 olika betfröplantor och på näringsagar. Resultaten äro sammanställda i tabell 9, där medeltal jämte medelfel för tillväxten efter 10 dygn inom varje parasit — värdväxtkombination äro angivna.

I tabell 9 kan man samtidigt studera två olika ur växtpatologisk synpunkt intressanta frågor, nämligen å ena sidan om skillnader i reaktion mot angrepp av *Phoma betæ* föreligga mellan betfröplantorna, å andra sidan om skillnader i virulens finnas mellan *Phoma*biotyperna. Om man börjar med fröplantornas nekrosreaktion, så finner man vid en jämförelse av värdena i första vertikalraden, vilken angiver *Phoma*biotypens P 119 nekrosbildning på de sex betfröplantorna, att statistiskt säkra skillnader (D/m>3) föreligga mellan samtliga plantor utom mellan nr 2 och nr 5. Vid en fortsatt granskning av nästa vertikalrad (P 121) finner man emellertid en statistiskt säker skillnad (D/m 10.6) även mellan plantorna 2 och 5. Å andra sidan visar det

sig att man med *Phoma*biotypen P 121 i motsats till den föregående ej kan få fram någon säker skillnad mellan plantorna 1 och 3 ($D/m<3$). Av denna granskning framgår alltså, att man vid jämförande infektionsförsök med endast två *Phoma*biotyper kan påvisa tydliga olikheter i reaktionstyp mot *Phoma betæ* mellan de sex betfröplantorna. Med hänsyn till att värdväxten *(Beta vulgaris)* är korsbefruktare är det icke uteslutet att fröplantorna representera sex olika betbiotyper och att således dessa skillnader gentemot parasitangreppet äro konstitutionellt betingade.

Tabell 9. 7 *P h o m a biotypers tillväxt i mm. efter 10 dygn på 6 olika betfröplantor och på näringsagar.*

Wachstum in mm. nach 10 Tagen von 7 *Phoma*biotypen auf 6 verschiedenen Rübensamenpflanzen und Nähragar.

Phoma biotyp / Bet-biotyp	P 119	P 121	P 122	P 127	P 128	P 129	P 131	Medeltal 119—131
1	40,7±0,67	24,3±0,67	25,0±0,00	20,3±0,33	18,7±0,33	19,0±0,00	12,2±0,17	22,9
2	25,0±0,00	30,7±0,88	21,0±0,00	47,0±1,00	27,7±0,33	26,7±0,33	14,2±0,17	27,5
3	45,5±0,50	26,0±0,57	27,0±0,00	29,0±0,00	28,7±0,33	26,3±0,33	18,7±0,33	28,7
4	18,0±0,00	18,0±0,00	18,7±0,67	23,3±0,88	21,7±1,17	19,0±0,29	14,8±0,17	19,1
5	24,0±0,57	21,7±0,33	29,0±1,00	20,3±0,17	25,3±0,33	23,7±0,33	21,0±0,91	23,6
6	20,7±0,33	16,7±0,17	15,3±0,33	17,6±0,33	19,8±1,14	20,7±0,33	15,8±0,33	18,1
Medeltal 1—6	29,0	22,9	22,7	26,3	23,7	22,6	16,0	
Agar	26,0±2,22	23,0±1,00	25,2±0,20	34,8±0,37	35,8±0,37	34,6±0,24	13,2±0,20	27,5

De i sista vertikalraden i tabell 9 angivna medeltalen äro uttryck för fröplantornas genomsnittliga nekrosreaktion. Två plantor (nr 4 och 6) visa genomgående låga värden med motsvarande låga medeltal och äro följaktligen mest motståndskraftiga mot myceltillväxten. Två plantor (nr 1 och 5) intaga en mellanställning under det att nr 2 och 3 äro genomsnittligt mest mottagliga. Dylika skillnader i reaktionstyp existera även och i mera utpräglad grad under naturliga betingelser. I jämnt och till bortåt 90 % nedsmittade betfröfält kan man, även sent på säsongen, finna alla angreppsgrader företrädda från mycket starkt angripna plantor med flera tiotal stora nekroser till obetydligt angripna eller helt friska.

I dessa infektionsförsök iakttogs vidare en detalj av intresse, som icke framgår av tabell 9, nämligen att tidpunkten för pyknidbildningen i nekroserna icke regleras av *Phoma*biotyperna själva utan av värdväxtbiotypen. Makroskopiskt synlig pyknidbildning inträffade nämligen mycket regelbundet för alla *Phoma*biotyperna samtidigt oberoende av nekrosernas storlek

efter 4 dygn på plantorna 4 och 6, efter 6 dygn på plantorna 1 och 5 samt efter 8—9 dygn på plantorna 2 och 3. På den syntetiska näringsagarn inträffade pyknidbildning såväl för de i detta försök ingående *Phoma*biotyperna som för flertalet övriga undersökta efter 4 dygn vid rumstemperatur. I samband med pyknidbildningen noterades i samtliga försöksled, även näringsagar, en obetydlig, övergående minskning i tillväxthastigheten under de två omedelbart föregående dygnen. Några anmärkningsvärda skillnader i pyknidbildningens intensitet mellan de olika försöksleden observerades däremot icke.

Inom denna försöksserie är det vidare påfallande, att de av värdväxtbiotyperna betingade olika fruktifikationstiderna äro korrelerade med nekrosernas tillväxthastighet, så tillvida att de kortaste fruktifikationstiderna (4 dygn) inträffa i de genomsnittligt långsammast växande nekroserna (plantorna 4 och 6), de längsta (8—9 dygn) i de snabbast växande (plantorna 2 och 3). Ehuru detta samband icke äger generell giltighet för alla *Phoma*-betplantkombinationer (jmf. försöksserie 2 och 3), är det dock av intresse ur den synpunkten, att det visar, att likhetstecken icke utan vidare kan sättas mellan reaktionsgrad och resistensgrad. Utan kännedom om de olika fruktifikationstiderna kunde man vara frestad att beteckna plantorna med de långsammast växande nekroserna som de mest resistenta. I själva verket visar denna försöksserie på ett motsatt förhållande; dessa plantor måste på grund av sin avsevärt kortare fruktifikationstid betecknas som minst resistenta och plantorna med den längsta motsvarande tiden (>100 % längre) som mest resistenta, trots att nekrostillväxten på de senare är cirka 50 % snabbare. Visserligen synas pyknosporerna ej spela någon större roll vid uppkomsten av de primära, egentliga stjälkrötesymptomen, vilka huvudsakligen åstadkommas genom kontaktinfektioner från mycelförande bladfragment, men för nedsmittningen av betfröet med åtföljande rotbrandsrisk är sporproduktionen på stjälkarna av utslagsgivande betydelse. Vid bedömningen av de faktorer som inverka på resistensgraden, förefaller det mig riktigast att tillmäta fruktifikationstiden större vikt än nekrostillväxthastigheten. — Positiva samband mellan fruktifikationstider och mottaglighetsgrader ha tidigare påvisats gälla för andra växtsjukdomar [FISCHER—GÄUMANN (1929)].

Beträffande den andra frågan, nämligen förekomsten av eventuella olikheter i virulens hos parasiten, så finner man vid en granskning av första horisontalraden i tabell 9, vilken angiver de olika *Phoma*biotypernas tillväxt på fröplanta nr 1, att statistiskt säkra skillnader föreligga mellan flertalet värden, dock icke mellan biotyperna P 121 och P 122 och ej heller mellan P 128 och P 129. En fortsatt jämförelse av värdena i andra horisontalraden (tillväxten på fröplanta nr 2), visar emellertid en avsevärd och statistiskt säker skillnad mellan P 121 och P 122 under det att skillnaden mellan P

128 och P 129 fortfarande är obetydlig och osäker. På fröplanta nr 3 äro dock värdena för de båda sistnämnda biotyperna säkert skilda, men för P 121 och P 122 återigen inom felgränserna. Av dessa jämförelser framgår, att kvantitativa skillnader i virulens föreligga mellan de olika *Phoma*biotyperna. Detta innebär emellertid i och för sig inget säkert bevis för att skillnaderna också äro genotypiskt betingade, emedan *Phoma*biotyperna inom denna serie ursprungligen isolerats som geneologiskt okända mycel. Det är icke uteslutet, att olika miljöinflytelser dessförinnan modifikativt påverkat biotypernas virulens i kvantitativt avseende, och att efterverkningar härav kunnat göra sig gällande även under odlingarna i kultur.

Emellertid föreligga även kvalitativa skillnader i virulens mellan de olika *Phoma*biotyperna, vilka icke kunna tolkas på annat sätt än som genotypiskt betingade. Om man t. ex. studerar tillväxten av de båda biotyperna P 119 och P 121 på fröplantorna 1 och 2 finner man att P 119 växer fort på planta nr 1 och långsamt på planta nr 2 under det att P 121 förhåller sig tvärtom. Dylika reciproka förhållanden, som klart angiva kvalitativt olika angreppstyper, kunna uppletas för samtliga biotypkombinationer utom för P 128 och P 129. För att åskådliggöra de olika angreppstyperna äro tillväxtvärdena för varje biotyp återgivna i diagram i fig. 53. En jämförelse mellan dessa diagram visar å ena sidan att påtagliga skillnader i angreppstyp finnas, å andra sidan att biotyperna P 128 och P 129 kvalitativt och även kvantitativt äro mycket lika. Då de sistnämnda emellertid i morfologiskt avseende äro tydligt skilda, är det dock sannolikt, att även fysiologiska (patogena) olikheter finnas dememellan och att endast ett utökat testsortiment av betfröplantor skulle erfordras för att påvisa dessa.

De olika *Phoma*biotypernas genomsnittliga kvantitativa virulens äro siffermässigt återgivna genom medeltalen av tillväxtvärdena på samtliga fröplantor (tabell 9 sjunde horisontalraden). Endast en biotyp, P 131, avviker påtagligt från de övriga genom sitt på genomgående låga enskilda värden grundade låga medeltal. Det är av ett visst intresse att jämföra dessa medeltal, som äro uttryck för den genomsnittliga pertofytiska tillväxten på värdplantan med motsvarande värden på den saprofytiska tillväxten på näringsagar (tabell 9). En biotyp, P 119, växer sålunda genomsnittligt fortare på värdväxten under det att de övriga sex växa långsammare. Inom varje biotyp med undantag av P 128 och P 129 kan man dock vid jämförelse av värdena på de enskilda plantorna och näringsagar finna enstaka exempel på snabbare tillväxt på värdplantan. Dylika oregelbundenheter visa, att inga slutsatser kunna dragas angående storleken av en viss *Phoma*biotyps virulens enbart med stöd av dess tillväxtförhållanden på näringsagar.

Försöksserie 2. (1944). Fyra morfologiskt väl skilda *Phoma*biotyper, P 651, 654, 656, 658, samtliga isolerade ur en askus av *Pleospora betæ* (Tab.

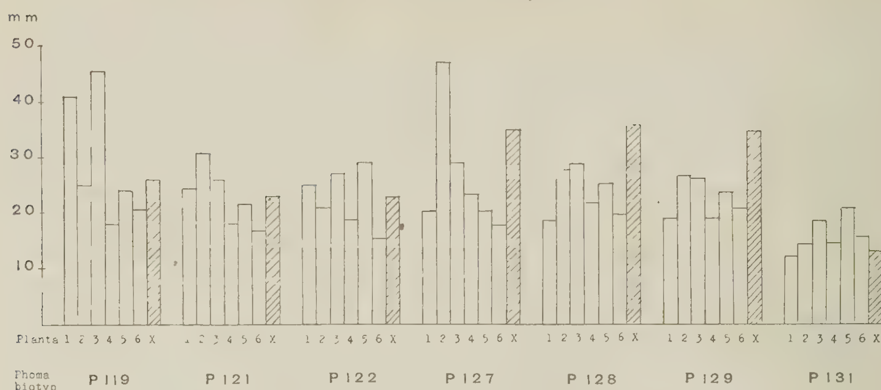


Fig. 53. Diagram över sju *Phoma*biotypers tillväxt på sex betfröplantor och näringsagar (X).

Diagramme über das Wachstum von sieben *Phoma*biotypen auf sechs Rübensamenpflanzen und Nährager (X).

8) prövades på samma sätt som i föregående serie på två olika betfröplantor, nr 7 och 8, vilka uppdragits i växthus. Resultaten äro sammanställda i tabell 10.

Tabell 10. *Tillväxt i mm. efter 10 dygn hos 4 ur samma askus isolerade Phomabiotyper på 2 olika betfröplantor och på näringsagar.*

Wachstum in mm. nach 10 Tagen von 4 aus demselben Schlauch isolierten *Phoma*biotypen auf 2 verschiedenen Rübensamenpflanzen und Nähragar.

Phoma-biotyp / Bet-biotyp	P 651	P 654	P 656	P 658	Medeltal 651—658
7	17,8±1,30	25,0±1,53	22,3±1,09	18,2±1,69	20,8
8	16,0±0,50	19,2±0,17	17,8±0,33	16,3 ±0,45	17,3
Agar	27,4±0,24	35,0±0,00	36,4±0,24	32,0±0,00	30,2

Vid bedömningen av eventuella olikheter i patogent avseende inom denna serie, synes det vara tillräckligt, om kvantitativa skillnader i virulens kunna påvisas. De prövade *Phoma*biotypernas härstamning var nämligen i detta fall noggrant känd; som avkomlingar ur samma askus voro de vid infektionstillfället av samma vegetativa ålder och hade utvecklats i samma miljö, varför olikriktade modifikativa differentieringar av virulensen icke äro sannolika. Vid en jämförelse av tillväxtvärdena på fröplanta nr 7 (första horisontalraden) ser man att endast biotypen P 651 är statistiskt säkert skild från

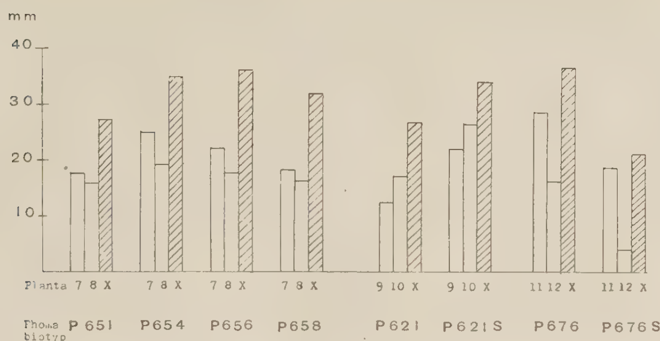


Fig. 54, 55. 54 Diagram över fyra ur samma askus isolerade *Phoma*biotypers tillväxt på två betfröplantor och näringsagar (X). 55 Tillväxten hos två *Phoma*biotyper och sektorer av dessa på betfröplantor och näringsagar (X).

54 Diagramme über das Wachstum von vier aus demselben Ascus isolierten *Phoma*biotypen auf zwei Rübensamenpflanzen und Nähragar (X). 55 Das Wachstum von zwei *Phoma*biotypen und Sektoren aus diesen auf Rübensamenpflanzen und Nähragar (X).

P 654 (D/m 3.6); övriga differenser ligga inom felgränserna. En fortsatt granskning av tillväxten på fröplanta nr 8 visar emellertid att säkra skillnader föreligga även mellan P 651 och P 656 samt mellan P 654 och P 656. Av dessa jämförelser framgår, att åtminstone tre i patogent avseende olika *Phoma*biotyper kunnat urskiljas med detta begränsade testsortiment. De båda i tillväxttyp mycket likartade biotyperna P 651 och P 658, som i morfologiskt avseende och ifråga om tillväxten på agar äro tydligt skilda, skulle sannolikt genom jämförande prövningar på ett större antal fröplantor kunna differentieras även i patogent avseende. Avsikten med denna försöksserie var emellertid icke att i detalj studera de olika biotypernas parasitära egenskaper utan endast att påvisa att i patogent avseende olika biotyper kunna bildas vid den sexuella reproduktionen (askusbildningen), vilket också uppnåtts.

Tillväxten på näringsagar var för samtliga biotyper snabbare än på fröplantorna (Fig. 54). Pyknidbildningen inträffade på planta 7 i samtliga försöksled efter 8 dygn; på planta 8 efter 12 dygn. Den genomsnittliga nekrostillväxten på planta 7 var i dessa försök större än på planta 8 (tabell 10 sista vertikalraden), vilket innebär att ett i jämförelse med försöksserie 1 omvänt förhållande mellan pyknidbildning och nekrostillväxt föreligger. Den mest mottagliga plantan, nr 7, kännetecknas i detta fall såväl av den tidigaste pyknidbildningen som de största nekroserna.

Försöksserie 3. (1944). För att undersöka huruvida skillnader i patogenitet kunde påvisas mellan vissa *Phoma*biotyper och i dessa genom sektorbildning uppkomna, morfologiskt avvikande myceltyper (Kap. IV,4) jämfördes till-

växten av två biotyper och vegetativa förökningar ur deras sektorer. Fyra i växthus uppdragna fröplantor användes. *Phoma*biotyperna härstammade från enaskosporkulturer av *Pleospora betæ*. Resultatet framgår av tabell 11.

Tabell 11. *Tillväxt i mm. efter 10 dygn hos 2 Phoma biotyper jämte sektorer ur dessa på betfröplantor och på näringsagar.*

Wachstum in mm. nach 10 Tagen von 2 *Phoma*biotypen nebst Sektoren aus diesen auf Rübensamenpflanzen und Nähragar.

Bet-biotyp \ *Phoma*-biotyp	P 621	P 621 S	Bet-biotyp \ *Phoma*-biotyp	P 676	P 676 S
9	12,5±0,62	22,0±0,36	11	28,8±0,39	18,8±0,24
10	17,3±0,14	26,4+0,56	12	16,3±0,45	4,2±0,17
Agar	26,8±0,20	34,0±0,00	Agar	36,6±0,24	21,4±0,24

Avsevärda och statistiskt säkra skillnader föreligga såväl mellan biotypen P 621 och dess sektor P 621 S som mellan P 676 och dess sektor P 676 S på alla fröplantorna. I det förra fallet är sektoravkomlingen starkare virulent, i det senare svagare virulent än ursprungsbiotypen. Tillväxten på agar var i samtliga fall större på näringsagar än på värdväxten (Fig. 55). Förhållandet mellan genomsnittlig nekrostillväxt och pyknidbildning varierade; plantorna 9 och 10 förhöllo sig liksom i föregående serie, de största nekroserna förenade med kortaste tid för pyknidbildning (planta 10, 9 dygn). Plantorna 11 och 12 reagerade däremot liksom i serie 1 med tidigaste pyknidbildning i de minsta nekroserna (planta 12, 8 dygn). Sektorn P 676 S bildade inga pyknider på fröplantorna; på näringsagar utvecklades endast enstaka pyknider till normal mognad och först efter en försening av 1 à 2 dygn utöver den på detta substrat för övriga biotyper normala fruktifikationstiden (4 dygn).

4. Sektorbildning i ensporkulturer.

Redan föreliggande erfarenheter angående sektorbildning hos andra svampar. I åtskilliga äldre mykologiska undersökningar ha morfologiskt avvikande sektorer betraktats som mutanter. I intet av dessa fall har emellertid dessas konstans efter sexuell reproduktion kunnat påvisas. Sannolikt är dock flertalet att betrakta som äkta mutationer [KNIEP (1929)]. Det är möjligt att i några fall heterokaryotiska mycel förelegat och att sektorerna bildats genom ändring av kärnproportionen [»dual phenomenon» HANSEN (1938)]. Av senare undersökningar märkas framför allt de av CHRISTENSEN & STAKMAN över *Ustilago zeæ* [sammanfattn. STAKMAN (1936)], i vilka de hittills enda slutgiltiga bevisen för att genom sektorbildning uppkomna mycel verkligen kunna vara äkta mutationer, förelagts. I dessa sistnämnda och andra senare undersökningar över olika parasitsvampar

[MURPHY (1935), KEITT & LANGFORD (1941)] har dessutom påvisats, att mycelsektorerna i vissa fall utmärkas av en från ursprungsbiotyperna avvikande patogenitet.

Av intresse för den föreliggande undersökningen är att sektorbildning i ensporkulturer konstaterats hos en annan *Phoma*art nämligen *Ph. alternariacearum* Brooks & Searle [CHODAT (1926)]. De nybildade myceltyperna voro morfologiskt och fysiologiskt avvikande från den ursprungliga rasen och betraktades som mutationer. Några visade vegetativ konstans, andra bildade genom nya sektorer myceltyper, som liknade ursprungsrasen. Substratet bedömdes vara av sekundär betydelse för mutationsfrekvensen.

Egna iakttagelser. I det föreliggande materialet av *Phoma betæ* uppträdde i vissa kulturer morfologiskt och fysiologiskt avvikande mycelsektorer. Till sin art och uppkomst tillhörde dessa sektorer två principiellt skilda typer. Den vanligaste och samtidigt till sin natur minst svårtolkade typen uppträdde i en frekvens av cirka 5 % (50 av 980) endast i råkulturer, som utvuxit från nekrotiska vävnadspartier ur angripna blad, stjälkar eller frögyttringar. Sektorerna av denna typ utgjordes helt enkelt av olika *Phoma*biotyper och närvaron av två eller flera dylika i samma kultur kunde lätt förklaras genom antagandet att biotypolika mycelfragment eller möjligen heterokaryotiska mycel medföljt från respektive nekroser till näringsagarplattorna. Att ett dylikt antagande är högst sannolikt framgår av att flera olika *Phoma*biotyper kunna förekomma samtidigt på en angripen fröplanta även inom så begränsade stjälkytor som 1 cm^2. Dessa sektorer voro i regel mycket tydliga och karakteriserades av att sektorspetsarna utgingo från centrum av plattan, där ympmaterialet placerats (Fig. 45). I det föreliggande sammanhanget är denna typ utan intresse.

Den andra sektortypen uppträdde spontant i ensporkulturer, alltså i ursprungligen homokaryotiska, haplontiska mycel. Sektorerna voro även här tydligt framträdande och mer eller mindre djupa (Fig. 56), men i intet fall nådde sektorspetsarna ända till koloniens centrum, varifrån tillväxten börjat. De avvikande myceltyperna skilde sig morfologiskt från ursprungsbiotypen i regel i flera avseenden såsom pyknidernas antal, storlek och fördelning, mycelstrukturen och luftmycelets utveckling samt pigmenteringen. Avvikelserna från moderbiotypen voro med andra ord minst lika stora som mellan två godtyckligt valda biotyper.

Sektorer av denna typ uppträdde mycket sällan i kulturer med uteslutande vegetativ härstamning. Huvuddelen av materialet var av denna beskaffenhet (ursprung: pyknosporer ur råkulturerna) och utgjordes av ensporkulturer och vegetativa mycelförökningar av dessa. I själva verket observerades endast tre fall av sektorbildning i cirka 4.000 kulturer av detta slag.[1]) I ensporkul-

[1]) I kulturer på näringsagar innehållande kopparsalter eller besprutad med koppar- och kvicksilverpreparat (Kap. V) bildades ofta sektorer, uppskattningsvis i en frekvens av cirka 10 %. Dessa sektorer, som bedömdes vara inducerade av resp. svampgifter, undersöktes ej närmare och äro icke medtagna i ovanstående översikt.

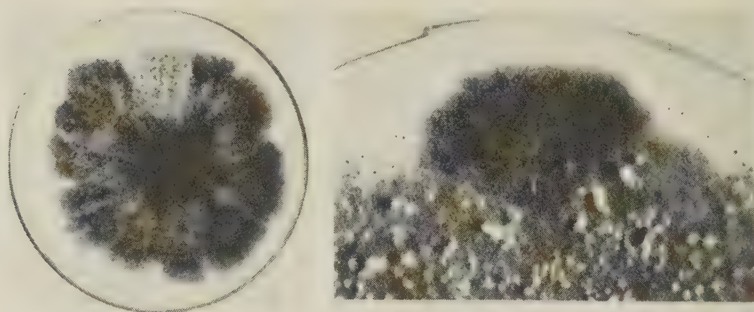


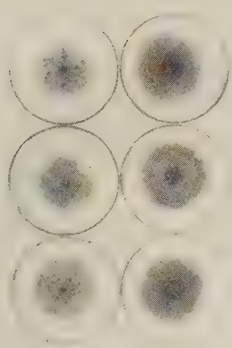
Fig. 56. Två spontana sektorer i ensporkulturer av *Phoma betæ*. Till vänster x 0.4. Till höger x 2.

Zwei spontane Sektoren in Einzelsporenkulturen von *Phoma betæ*. Links x 0.4. Rechts x 2.

turer härstammande från askosporer ur *Pleospora betæ* och i dessas vegetativa mycelförökningar uppträdde däremot mycelsektorer i avsevärt större frekvens, nämligen i 11 av inalles cirka 800 kulturer tillhörande 63 olika biotyper. I en biotyp bildades två olika sektorer och i 9 vardera en sektor. Samtliga 11 sektorer voro morfologiskt olika; 8 bildades i de ursprungliga enaskosporkulturerna, alltså i de kolonier, som direkt utvuxit från de isolerade askosporerna; de 3 återstående sektorerna uppträdde i de första vegetativa mycelförökningarna.

Tre sektorer (P 621 S, P 638 S och P 676 S) studerades närmare i jämförelse med sina ursprungsbiotyper i 10 vegetativa generationer under en sammanlagd tid av cirka 4 månader. Reproduktionen skedde för varje ny generation medelst isolerade pyknosporer. Avkomlingarna till sektorn P 621 S (Fig. 57) förhöllo sig under hela denna tid konstanta och avvikelserna från ursprungsbiotypen voro mycket påtagliga såväl i morfologiskt som i patogent avseende (Tab. 11). Avkomlingarna till sektorerna P 638 S (Fig. 58) och P 676 S voro också morfologiskt och beträffande den sistnämnda även patogent tydligt skilda från respektive ursprungsbiotyper, men de förhöllo sig icke konstanta. I cirka 30 % av avkomlingskulturerna uppträdde sålunda ånyo sektorer, ofta flera i varje koloni, vilkas mycelkaraktärer mycket liknade ursprungsbiotypens (Fig. 59). Fortsatta jämförande odlingar av vegetativa förökningar från dessa nya sektorer och kulturer av P 638 och P 676 visade också fullständig överensstämmelse i morfologi och tillväxthastighet mellan respektive ursprungliga biotyper och de nybildade myceltyperna. Instabiliteten hos sektorerna P 638 S och P 676 S kännetecknades följaktligen av högfrekvent återbildning av ursprungsbiotyperna.

Dessa spontant i ensporkulturer uppträdande mycelsektorer äro till sin natur sannolikt verkliga mutationer. Det avgörande beviset härför, nämligen deras konstans efter genomgången sexuell reproduktion har emellertid icke



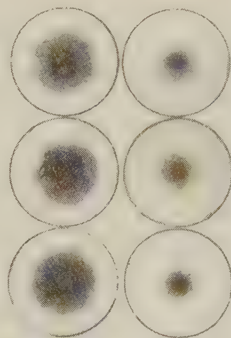


Fig. 57, 58. Två *Phoma*biotyper jämte avkomlingar från i dessa bildade sektorer.
Zwei *Phoma*biotypen nebst Abkömmlinge aus in diesen gebildeten Sektoren.

kunnat uppnås, då det hittills icke lyckats få fram pseudothecier av *Pleospora betæ* i renkultur vare sig på syntetisk näringsagar eller på sterila betfröstjälkar. Trots frånvaron av detta bindande bevis tala dock åtskilliga fakta starkt för, att verkliga mutationer föreligga. De avsevärda avvikelserna i många kulturkaraktärer äro så påtagliga, att de, under de noggrant kontrollerade miljöförhållandena, icke rimligtvis kunna förklaras som modifikationer. Ej heller de säkra avvikelserna i patogenitet i såväl positiv (P 621 S) som negativ riktning (P 676 S) kunna nöjaktigt tolkas som modifikationer. Som stöd för mutationsteorien kan slutligen anföras den omständigheten, att i det undersökta materialet sektorsfrekvensen i kulturer med rent vegetativ härstamning (0.1 %) var avsevärt lägre än i de efter sexuell reproduktion bildade enaskosporkulturerna (1.4 %). Åtskilliga genetiska undersökningar ha visat att den normala mutationsfrekvensen hos olika organismer är högre i samband med reduktionsdelningen eller kort efter den meiotiska perioden och lägre under den somatiska utvecklingen [SHARP (1934) och där citerad litteratur].

Flera försök att framställa pseudothecier genom kombinationer såväl mellan några av ovannämnda sektorer och deras ursprungsbiotyper som mellan andra *Phoma*biotyper misslyckades. Infektioner med olika mycelkombinationer utfördes hösten 1943 dels på ytsteriliserade dels på autoklavsteriliserade stjälkar av fröbetor. Ett 100-tal dylika placerades i det fria, dels direkt exponerade mot luften, dels i slutna, sterila petriskålar med konstant hög luftfuktighet. Andra för-

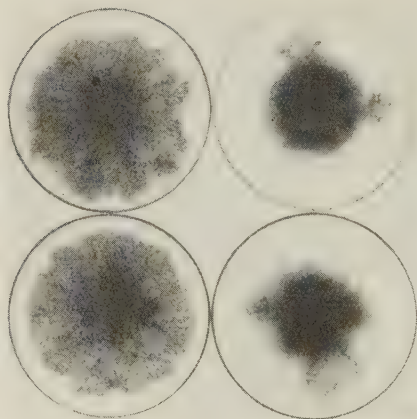


Fig. 59. Till vänster två kulturer av *Phoma*biotypen P 676. Till höger två kulturer av sektorn P 676 S. I de senare nya sektorer liknande P 676.

Links zwei Kulturen des *Phoma*biotyps P 676. Rechts zwei Kulturen aus dem Sektor P 676 S. In diesen neue Sektoren, P 676 ähnlich.

söksled med liknande petriskålar arrangerades i växthus och i kylskåp. Några av de senare höllos omväxlande torra och våta, andra utsattes för varierande ljus- och temperaturförhållanden. I samtliga försöksled utvecklades rikligt med pyknider av *Phoma betæ*, men endast på några av de utomhus placerade direkt mot luften exponerade stjälkarna bildades i februari 1944 pseudothecier av *Pleospora betæ*. Någon analysering av askosporerna från dessa fruktkroppar företogs icke, då risken för inblandning av främmande *Phoma*biotyper genom luftinfektioner var mycket sannolik i detta försöksled, som utlagts enbart i jämförande syfte. Frånvaron av pseudothecier i samtliga försöksled med slutna skålar visar, att vissa naturliga, under laboratorieförhållanden kanske ej realiserbara miljöbetingelser äro erforderliga för en fruktkroppsbildning av detta slag.

5. Sammanfattning och diskussion av variationsundersökningarna.

Resultaten av de i detta kapitel framlagda undersökningarna visa, att arten *Phoma betæ* kännetecknas av en mycket stor biotyprikedom. Av analyser ur nekroser från olika av svampen orsakade sjukdomstyper på betor framgår, att en mängd i morfologiskt och patogent avseende tydligt skilda *Phoma*biotyper finnas, fördelade icke blott på geografiskt vitt skilda orter utan även på olika plantor inom ett och samma fält. En och samma betfröplanta är ofta angripen av flera olika biotyper. Ibland kan dock samma biotyp isoleras från samtliga svampfläckar på ett angripet blad eller från olika intill varandra växande fröplantor. I fält med förstaårsbetor förefaller däremot biotyprikedomen i bladfläckarna vara mindre; vid analys av denna sjukdomstyp kunde samma *Phoma*biotyp isoleras från flera olika plantor med inbördes avstånd upp till ett par hundra meter. Det är möjligt, att denna större enhetlighet sammanhänger med, att bladen på förstaårsbetorna äro mera resistenta mot sporinfektioner än fröplantornas blad. Detta visar sig också i en avsevärt mindre sjukdomsfrekvens — i fält med förstaårsbetor äro i regel endast 0—2 % av plantorna angripna, i fröodlingarna däremot ofta 60—90 %. Vidare kan man förmoda, att som följd härav en sannolikt sträng selektion förekommer bland *Phoma*biotyperna resulterande i att endast ett

mindre antal för detta värdväxtstadium aggressiva biotyper få utvecklingsmöjligheter. Analyser av biotypbeståndet i frögyttringar och i av *Phoma* angripna groddplantor med rotbrandssymptom visade slutligen en variation av ungefär samma storleksordning som på fröplantorna.

För att upprätthålla denna avsevärda variation synas för parasiten två möjligheter stå till buds, nämligen nybildning av biotyper, dels genom rekombinationer vid den sexuella reproduktionen (pseudotheciebildningen), dels genom mutationer. Resultaten från askosporuttagningarna ur enskilda aski av *Pleospora betæ* visa, att i vissa fall en utklyvning av fyra olika haplonter, d. v. s. fyra olika *Phoma*biotyper i förhållandet 1:1:1:1 sker. Detta är även teoretiskt att förvänta, om den primära, diploida askuskärnan i dessa fall varit heterozygot för två eller flera faktorspar, vilket med hänsyn till de många morfologiska och fysiologiska differenserna mellan *Phoma*biotyperna är mycket sannolikt. I det föreliggande materialet förekommo även två tvivelaktiga fall med utklyvning av endast två haplonter i förhållandet 1:1, vilket visserligen är teoretiskt möjligt med en primär diploid askuskärna heterozygot i endast ett faktorspar. Vissa oregelbundenheter i haplonternas utseende och tillväxt antydde emellertid, att även dessa båda fall sannolikt tillhörde utklyvningstypen 1:1:1:1. Avkomlingarna från en del aski voro samtliga morfologiskt lika och bedömdes tillhöra en och samma *Phoma*biotyp. I dessa aski hade i så fall ingen utklyvning skett. Huruvida här förelegat homozygotiska primära askuskärnor, bildade genom sammansmältning av genotypiskt lika haplontkärnor, vilket är mest troligt, eller om möjligen ifrågavarande aski varit apomiktiska kan icke avgöras, då de cytologiska förhållandena vid befruktningen ännu icke äro i detalj klarlagda. — Av de jämförande askosporundersökningarna framgår emellertid med säkerhet, att nya i morfologiskt och patogent avseende olika *Phoma*biotyper kunna bildas vid den sexuella reproduktionen.

Några i haplontiska homokaryotiska kulturer spontant uppträdande, avvikande mycelsektorer ha bedömts som verkliga mutationer. Det är mycket sannolikt att dylika bildas även i naturen. En av mutanterna visade genom större tillväxthastighet och patogenitet en i jämförelse med ursprungsbiotypen ökad allmän vitalitet, ett förhållande som, omsatt till naturlig miljö, torde innebära ett positivt tillskott till antalet livskraftiga biotyper inom arten. Av intresse i detta sammanhang är också påvisandet, att mutationsfrekvensen är högst i närheten av den meiotiska perioden.

Ovanstående utredning av variationen inom arten *Phoma betæ* är icke endast teoretiskt tillämplig, utan den underlättar även bedömningen av vilka praktiska bekämpningsåtgärder mot sjukdomen, som kunna tänkas giva det bästa resultatet. För vidare diskussion av denna fråga hänvisas till kapitel VI.

V. Bekämpningsförsök med kemiska medel.

Föregående undersökningar. Ett flertal äldre försök att genom betning av utsädet bekämpa *Phoma betæ* på frögyttringar ha givit varierande resultat [ARRHENIUS (1925) och där citerad litteratur]. De moderna betningsmedlen torde dock vara höggradigt effektiva mot denna svamp. Dessutom ha en del laboratorieförsök utförts för att direkt pröva pyknosporernas och pyknidernas motståndskraft mot olika kemikalier [KRÜGER (1893), FRANK (1894), SCHANDER & FISCHER (1915)] av vilka bl. a. framgår, att de för svampen letala koncentrationerna av kopparsalter och formalin äro skadliga även för betfröet, under det att sublimat och diverse våtbetningsmedel äro praktiskt användbara. Pyknosporernas motståndskraft mot bor har nyligen undersökts [VERONA & DE MARCHI (1939)], varvid en viss stimulans vid låga och hämning först vid höga koncentrationer fastställts.

Egna undersökningar. De hittills föreliggande erfarenheterna angående parasitens kemoresistens äro huvudsakligen knutna till verkningarna av olika, som betningsmedel tänkbara, kemiska föreningar. För bekämpningen av stjälkrötan gäller i stället att finna lämpliga besprutningsmedel, varför några kompletterande undersökningar ansågos vara erforderliga. En del av dessa gjordes i laboratoriet, dels såsom enkla prövningar av ett 50-tal kemiska ämnens fungistatiska och i vissa fall även fungicida verkan mot *Phoma betæ*, dels såsom besprutningsförsök i miniatyr direkt på agarkulturer. Termerna fungistatisk (tillväxtinhiberande) och fungicid (dödande) användes enligt de av MC CALLAN och WELLMAN (1942) givna definitionerna. Med ledning av resultaten från laboratorieprövningarna utfördes 1943 och 1944 ett par fältförsök med besprutning, i vilka sjukdomens angreppsgrad och avkastningen fastställdes.

1. Laboratorieförsök.

Efter förberedande metodologiska försök, i vilka pyknosporgroningen och myceltillväxten prövades vid rumstemperatur i lösningar av några kemiska ämnen i destillerat vatten med och utan tillsats av 1 % glykos och med och utan upplösning av 1.5 % agar, utvaldes kombinationen med glykos och agar såsom den för mikroskopisk undersökning lämpligaste. Några väsentliga av glykostillsatsen orsakade avvikelser i fråga om pyknosporgroningen observerades icke. Fullständig hämning inträdde för samma ämne vid en och samma koncentration i agar med och utan glykos ($CuSo_4$, $HgCl_2$, Na_2SeO_3 och germisan). Prövningarna utfördes i regel i serier med ständigt halverade koncentrationer av resp. medel, varför noggrannheten endast blev relativ; om fullständig hämning konstaterades vid en och groning vid hälften så låg koncentration, undersöktes icke mellanliggande område. Av glykostillsatsen betingade, smärre avvikelser äro därför tänkbara. Myceltillväxten var däremot sämre i agar utan glykos vid koncentrationer i närheten av hämningspunkten. — I de förberedande försöken jämfördes tre olika *Phoma*biotyper, men då dessa reagerade lika, användes i fortsättningen endast en av dem. Pyknosporerna anbragtes på agarytan medelst lätta avtryck med steril bomull, som doppats direkt i från pyknider utpressade spormassor. Avtrycken anpassades så att pyknosporerna fördelades i ett skikt; från täta sporklumpar

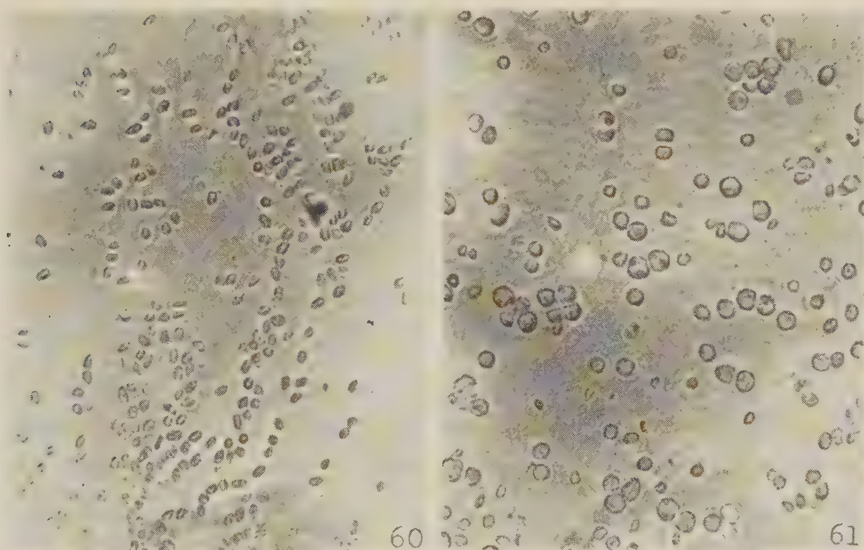


Fig. 60 61. 60 Ej svällda pyknosporer vid högre fungicida koncentrationer. 61 Partiellt svällda pyknosporer vid gränskoncentrationen för inhiberad groning. x 350.

60 Nicht gequollene Pyknosporen bei höheren fungiziden Konzentrationen. 61 Partiell gequollene Pyknosporen bei der Grenzkonzentration für inhibierte Keimung. x 350.

kan luftmycel bildas även vid sådana koncentrationer som hämmar groningen av direkt på substratet liggande sporer. Sportätheten var hög, 5.000 à 10.000 per mm^2, varför några medels verkan vid mycket låga koncentrationer ej kan tolkas som oligodynamisk effekt i vanlig bemärkelse. Mycelet ympades i form av likstora agarkuber med växande hyfspetsar. — Fördelningen av de i vatten olösliga eller svårlösliga ämnena (särskilt besprutningsmedlen) medförde svårigheter; trots upprepade uppslamningar kunde en viss sedimentering vid agarns stelnande ej undvikas. Detta avspeglades också i resultaten av dessa prövningar, som blevo ojämna, varför de i tab. 12 angivna koncentrationerna för gruppen besprutningsmedel endast äro ungefärliga. Några medels fungicida verkan prövades genom att mycel eller pyknosporer vidhäftade vid sterila gasstycken under en timme nedsänktes i vattenlösningar av resp. medel, varefter de efter upprepade sköljningar i vatten överfördes till standardnäringsagar.

Pyknosporernas groning sker, som tidigare omnämnts, på så sätt, att de mogna, äggformiga sporerna först svälla till flerdubbla volymen och antaga klotform; groddslangen utväxer därefter antingen omedelbart eller sedan en eller flera nya klotlika ansvällningar bildats (Fig. 33). Läggas sporer till groning på ett substrat innehållande ett hämmande ämne i en koncentration överstigande den, vid vilken groningen nätt och jämt hejdas, svälla sporerna i regel icke (Fig. 60). Vid gränskoncentrationen inträffar en oregelbunden och partiell svällning, som också förekommer i supramaximala koncentrationer av vissa ämnen (ex. ammoniumsulfat och vissa kopparpreparat Fig. 61). Morfologiskt starkt av-

vikande gronings- och myceltyper uppträdde på substrat med några av de organiska ämnena (sulfanilamid, hexametylentetramin och colchicin). Resultaten äro sammanställda i tabell 12. Vänstra kolumnen för pyknosporer resp. mycel angiver de koncentrationer, vid vilka en tydlig försening av groningen resp. minskning av tillväxthastigheten kunde iakttagas. De mellersta kolumnerna angiva de lägsta prövade koncentrationer, vid vilka inga groddslangar bildas eller ingen myceltillväxt sker (fungistatisk gränskoncentration). För några medel kunde dessa gränsvärden på grund av lösningssvårigheter icke fastställas, i några fall bedömdes de sakna intresse. Ett par medel (KCN och formol) prövades utan agartillsats på grund av sin obeständighet vid den för agarns lösande nödvändiga uppvärmningen.

Vid bedömningen av värdena i tabell 12 måste ihågkommas, att dessa grunda sig på prövningar i laboratoriet under givna miljöbetingelser och att givetvis inga omedelbara slutsatser angående resp. ämnens praktiska användbarhet kunna dragas. Ett besprutningsmedels värde är icke enbart beroende av dess fungistatiska eller fungicida egenskaper utan även av flera andra faktorer såsom beständighet gentemot yttre inflytelser, löslighetsgrad, finfördelning, vidhäftningsförmåga och oskadlighet för värdväxten. Även om resultaten från laboratorieförsök av denna typ alltså icke äro direkt praktiskt tillämpliga, kunna dock vissa vägledningar om resp. ämnens möjligheter erhållas, om jämförelser göras inom likartade ämnesgrupper. Vid bedömningen av ett besprutningsmedels effektiva koncentration synas vidare ej så stränga krav behöva sättas som på ett våtbetningsmedel. För det senare måste den lägsta fungicida koncentrationen sättas som minimum under det att för ett besprutningsmedel den fungistatiska gränskoncentrationen träder i förgrunden.

En jämförelse av värdena i tabell 12 visar, att pyknosporer och mycel i flertalet fall reagera lika för resp. ämnen. I några fall kan dock mycelet växa vid en något högre koncentration än den, som erfordras för effektiv hämning av sporgroningen. De lättlösliga metallsalter, som vid en koncentration av 1 % eller därutöver icke förmå inhibera groningen eller mycelväxten, torde kunna betecknas som utan fungistatisk verkan mot *Phoma betæ*. Hit höra sulfater, nitrater och fosfater av vissa alkalimetaller, av vilka några ingå i de vanliga konstgödselmedlen, jämte magnesium- och mangansulfat samt borax (natriumtetraborat). Även kaliumklorat och kaliumpermanganat visa icke under ovan angivna gräns effektiv hämning, ehuru mycelpåverkan kan spåras även vid lägre koncentrationer. De fungistatiskt verksamma ämnena kunna indelas i två grupper; i den ena inhiberas sporgroning och mycelväxt vid en koncentration av cirka 0.1 %, i den andra är ifrågavarande värde omkring tio gånger lägre (cirka 0.01 %). Den första gruppen omfattar förutom vissa lättlösliga salter av koppar, järn, bly och zink även kaliumbikromat och kaliumcyanid. I den andra gruppen ingår kvicksilverklorid, na-

Tabell 12. *Koncentrationer i % av vissa kemikalier, erforderliga för hämning m. m. av sporgroningen och mycelväxten.*

Konz. in % von einigen Chemikalien, erforderlich für schwache Hemmung, keine Keimung (ingen groning) und Vernichtung nach 1 Stunde (döda efter 1 tim.) der Pyknosporen und Myzelien.

Medel	Pyknosporer			Mycel		
	Groning		Döda efter 1 tim. i	Tillväxt		Döda efter 1 tim. i
	svagt hämmad	ingen		svagt hämmad	ingen	
Metallsalter.						
Ammoniumsulfat $(H_4N)_2SO_4$ ...	0,5	2	>5	1	2	>5
Blynitrat $Pb(NO_3)_2$	0,02	0,1	5[1]	0,02	0,1	>5
Järnsulfat $FeSO_4$	0,02	0,05	5	0,02	0,05	>5
Kalciumnitrat $Ca(NO_3)_2$	4	>8	—	4	>8	—
Kaliumbikromat $K_2Cr_2O_7$	0,01	0,1	1[1]	0,01	0,1	>5
Kaliumcyanid KCN	0,01	0,1	—	—	—	—
Kaliummonofosfat KH_2PO_4	4	8	—	4	>8	—
Kaliumdifosfat K_2HPO_4	8	>8	—	4	>8	—
Kaliumklorat $KClO_3$	0,05	2	—	0,05	4	—
Kaliumpermanganat $KMnO_4$ ...	0,1	>1	5[1]	0,1	>1	>5
Kaliumsulfat K_2SO_4	8	>8	—	8	>8	—
Kopparacetat $Cu(CO_2CH_3)_2$	0,02	0,1	1[1]	0,02	0,2	—
Kopparsulfat $CuSO_4$	0,02	0,05	1[1]	0,02	0,1	5
Kvicksilverklorid $HgCl_2$	0,001	0,01	0,02	0,001	0,01	0,02
» + NaCl (lika delar)	0,001	0,01	0,02	0,001	0,01	0,02
Magnesiumsulfat $MgSO_4$	4	>8	—	4	>8	—
Mangansulfat $MnSO_4$	0,1	2	—	0,5	>8	—
Natriumnitrat $NaNO_3$	2	>8	—	2	>8	—
Natriumsalicylat $NaCO_2C_6H_4OH$	0,02	1	—	0,02	>1	—
Natriumselenit Na_2SeO_3	0,001	0,01	—	0,001	0,01	—
Natriumtetraborat $Na_2B_4O_7$	0,5	2	>5	0,5	2	>5
Nickelnitrat $Ni(NO_3)_2$	0,0005	0,005	0,02	0,001	0,005	0,02
Silvernitrat $AgNO_3$	0,002	0,02	0,02	0,002	0,02	0,02
Zinkarsenat $Zn_3(AsO_4)_2$	0,05	ca. 2	—	0,1	ca. 2'	—
Zinksulfat $ZnSO_4$	0,01	0,1	5[1]	0,02	0,5	>5
Organiska ämnen.						
Benzaldehyd	0,01	>0,1	—	0,01	>0,1	—
Colchicin	0,001	>0,1	—	0,01	>0,1	—

[1] enstaka sporer ej dödade.
[1] vereinzelte Sporen nicht getötet.

(forts.)

Medel	Pyknosporer			Mycel		
	Groning		Döda efter 1 tim. i	Tillväxt		Döda efter 1 tim. i
	svagt hämmad	ingen		svagt hämmad	ingen	
Fenol	0,005	0,1	1	0,01	0,1	1
Formol	0,005	0,01	0,1	—	—	0,1
Hexametylentetramin	0,01	>0,1	—	0,01	>0,1	—
Karbamid	0,1	1	>5	0,1	1	>5
Malakitgrönt	0,00001	0,00005	0,001	0,00001	0,0001	0,001
Nikotin	0,05	0,4	5	0,05	0,4	5
Oxalsyra	0,01	0,1	—	0,01	0,1	—
Pikrinsyra	0,01	>0,1	—	0,02	0,1	—
Sulfanilamid	0,001	>0,1	—	0,01	>0,1	—
Sulfanilsyra	0,01	0,1	—	0,01	0,1	—
Tiodifenylamin	0,01	>0,1	—	0,01	>0,1	—
Vinsyra	0,01	0,1	—	0,05	0,1	—
Våtbetningsmedel.						
Abavit (handelsprep.)	0,015	0,02	0,05	0,015	0,02	0,05
Uspulun (handelsprep.)	0,01	0,02	0,05	0,015	0,02	0,05
Germisan »	0,005	0,02	0,05	0,01	0,02	0,05
» G 3559	0,005	0,01	0,05	0,01	0,02	0,05
» G 3659 I	<0,005	0,005	0,05	0,005	0,01	0,05
Besprutningsmedel m. m.						
Bordå neutral	ca. 0,05	c.a 0,5	>2	ca. 0,05	ca. 1	>2
Brassicol	<0,05	>0,2	—	<0,05	>0,2	—
C 35 b (Fahlberg)	ca. 0,05	ca. 0,1	>1	ca. 0,05	ca. 0,1	>1
Cuzol a	<0,5	ca. 2	>2	<0,5	ca. 2	>2
Kopsit	<0,5	ca. 0,5	>2	ca. 0,5	ca. 1	>2
Kopsit S	ca. 1	ca. 2	>2	ca. 0,5	ca. 1	>2
Ob 2300	ca. 1	ca. 2	>2	ca. 0,5	ca. 1	>2
Pomarsol	ca. 0,01	ca. 0,1	ca. 0,5	ca. 0,05	ca. 1	ca. 2
Svavelkalk 30°	ca. 1	ca. 5	ca. 5	ca. 2	ca. 5	ca. 5
Usit	ca. 0,05	ca. 0,1	>2	ca. 0,05	ca. 0,5	>2

triumselenit och nitrat av silver och nickel. Ingen förstärkt effekt genom tillsats av natriumklorid till det förstnämnda iakttogs.

Av de prövade organiska ämnena ha formol och malakitgrönt visat god

effekt. Fenol, nikotin och några organiska syror verka hämmande i koncentrationer omkring 0.1 %.

Beträffande våtbetningsmedlen är det av intresse att notera, att samma fungistatiska och fungicida gränskoncentration erhölls för de tre handelspreparaten av uspulun, germisan och abavit. Vid 0.02 % inträffade fullständig hämning och vid 0.01 % i det närmaste normal groning och mycelväxt.

Flertalet av de i tabell 12 anförda ämnena ha tidigare prövats i liknande laboratorieförsök med andra svampar, i synnerhet *Sclerotinia* och *Botrytis*-arter [referat: ZIMMERMANN (1927)]. Mycket omfattande prövningar pågå f. n., från vilka en del resultat nyligen publicerats [*Sclerotinia, Alternaria, Penicillium, Rhizopus,* MC CALLAN & WELLMAN (1942) m. fl., *Phytophthora,* KRÜGER (1940)]. De föreliggande värdena för *Phoma betæ* överensstämma trots vissa absoluta skillnader med dessa tidigare erfarenheter i så måtto, att i stort sett samma inbördes ordning mellan resp. ämnens fungistatiska och fungicida verkningsgrader erhållits.

Av de medel, som hittills visat god effekt i ovannämnda laboratorieförsök, synas, förutom de välkända koppar- och kvicksilverpréparaten, föreningar av zink [ROBERTS & PIERCE (1932) m. fl.], litium [KENT (1941)], silver [NIELSEN & WILLIAMSON (1942)] och i viss mån även järn [DAVIS (1941)] och nickel [NIETHAMMER (1932)] ha givit tillfredsställande resultat i praktiska bekämpningsförsök mot diverse svampsjukdomar. Det är möjligt, att även andra av de i laboratoriet verksamma medlen praktiskt prövats och därvid visat mindre god verkan, men då negativa resultat mera sällan offentliggöras, finnas inga säkra hållpunkter. Anmärkningsvärt är emellertid, att uppgifter om fortsatta praktiska prövningar av t. ex. nickel saknas. Med malakitgrönt har under de senaste åren lovande resultat erhållits i bekämpningsförsök mot lökmögel, *Peronospora destructor* [YARWOOD (1941, 1943)] och mot *Phytophthora cactorum* på diverse trädslag [HOWARD (1941)].

Med några medel utfördes förberedande besprutningsförsök på i tillväxt varande *Phoma*kulturer på näringsagar enligt en enkel laboratoriemetod beskriven av BERCH & WAGNER (1940). 7 dagar gamla petriskålkulturer tillhörande samma *Phoma*biotyp besprutades med refraichisseur; vissa plattor täcktes därvid partiellt med pappskivor så att något mer än halva ytan blev obehandlad, andra plattor besprutades totalt. Kulturernas ytterkonturer vid besprutningstillfället och i de förstnämnda fallen även gränsen mellan behandlad och obehandlad yta utmärktes på skålarnas utsida (Fig. 62). Vätskemängden avpassades så att cirka 0.1 cc per dm^2 blev jämnt fördelat i mycket små droppar över den behandlade ytan. Som kontroller tjänade dels helt obehandlade, dels med destillerat, sterilt vatten besprutade kulturer. Myceltillväxten mättes efter 7 och 14 dagar. Några av resultaten äro sammanställda i tabell 13. Ingen skillnad förekom mellan de båda kontrolltyperna.

Av tabell 13 framgår, att avsevärt större koncentrationer än i föregående försök krävas för att uppnå effektiv hämning av mycelväxten. Detta sam-



Fig. 62. *Phoma*kulturer besprutade med dest. vatten (till vänster), germisan 0.2 % (i mitten) och malakitgrönt 0.01 % (till höger). Vänstra vertikal- och övre horisontalraden totalbesprutade; övriga plattor endast besprutade på högra hälften.

*Phoma*kulturen mit dest. Wasser (links), Germisan 0.2 % (in der Mitte) und Malachitgrün 0.01 % bespritzt. Linke Vertikal- und obere Horizontalreihe totalbespritzt, von den übrigen nur jeweils die rechte Hälfte.

Tabell 13. *Besprutningsförsök i laboratoriet på Phoma kulturer.*

Spritzversuche im Laboratorium auf *Phoma*kulturen.

Medel	Mycelväxt i mm. efter 7 dygn		Medel	Mycelväxt i mm. efter 7 dygn	
	Obehandlad yta	Behandlad yta		Obehandlad yta	Behandlad yta
Dest. vatten	18—20	18—20	Nikotin 0,2 %	18—20	6—7
Bordå 2 %	18—20	5—6	» 0,1 %	18—20	8—9
Ob 2300 1 %	18—20	8—9	Germ. 3559 0,3 %	18—20	0
Mal. grönt 0,01 %	18—20	0	» » 0,2 %	18—20	0
» » 0,005 %	18—20	1/2	Germ. 3659 I 0,3 %	18—20	1/2
» » 0,001 %	18—20	1—2	» » 0,2 %	18—20	1

manhänger sannolikt med att större eller mindre mängder av resp. medel diffunderar i agarn, varigenom koncentrationerna sjunka. Laboratorieförsök av denna typ äga givetvis på grund av sin från den naturliga miljön avvikande art endast ett begränsat värde vid bedömningen av resp. medels praktiska användbarhet. De giva i likhet med föregående endast vissa vägledningar vid val av medel och koncentrationer till fältförsök.

2. Fältförsök.

I en betfröodling i Alnarp utlades 1943 ett bekämpningsförsök mot stjälkrötan omfattande fyra försöksled i tre upprepningar med obehandlat, besprutning med 2 % bordåvätska den 1/7, dito den 1/8 och gödsling med borax (20 kg/ha). Bruttoparceller 84 m² och nettoparceller 36 m², motsvarande vardera cirka 100 skördade plantor. Före skörden räknades och graderades samtliga plantor, varefter stjälkrötans angreppsgrad i ‰ erhölls ur produkten genomsnittlig intensitet efter skalan 0—10 och utbredningen i % (se kap. II). Fröavkastningen bestämdes efter tröskning, torkning och rensning. Resultaten framgå av tabell 14. Följande år utlades ett liknande försök med fem försöksled i fem upprepningar omfattande obehandlat, tre led med besprutningar 25/7 och 15/8 med 2 % bordå, 0.2 % germisan (G 3659 I) och 0.01 % malakitgrönt samt gödsling med borax (20 kg/ha). Till de två sistnämnda besprutningsmedlen sattes 0.1 % Spridex för att öka vidhäftningsförmågan. Vid skörden av detta försök företedde de besprutade parcellerna i synnerhet de, som erhållit bordåvätska, ett avsevärt grönare och friskare utseende än obesprutade parceller. Resultaten återfinnas i tabell 15.

Vid en granskning av tab. 14 och 15 finner man, att besprutningarna båda åren medfört dels en avsevärd och statistiskt mycket säker minskning av stjälkrötans angreppsgrad varierande mellan 18 och 58 %, dels en icke oväsentlig men mindre säker ökning av avkastningen varierande mellan 9 och 17 %. Det bästa resultatet erhölls med två bordåbesprutningar. Den relativt obetydliga sänkningen av angreppsgraden vid den tidiga bordåbesprutningen (Tab. 14) beror sannolikt på att effektivt skydd mot sent insättande stjälkröteangrepp ej uppnåtts med denna behandling. Sena angrepp av sjukdomen torde emellertid icke märkbart påverka fröavkastningen. Bordåvätskans överlägsenhet (Tab. 15) kan möjligen, i analogi med erfarenheterna från andra bekämpningsförsök [SCHANDER (1904) m. fl.] förklaras av, att man med detta medel förutom dess rent fungicida verkan också har att räkna med en allmän vitalitetsstegring i värdväxtens klorofyllhaltiga organ. Det är slutligen av ett visst intresse att notera, att malakitgrönt trots den ringa koncentrationen av 0.01 % i detta fältförsök kunnat hävda sig och uppnå en med ett så välkänt preparat som germisan ungefär jämnställd effekt. Fältresultaten med dessa medel visa också, att de förberedande enkla laboratorieförsöken kunna tillmätas ett visst värde.

Några generella slutsatser angående möjligheten av att ur stjälkrötans angreppsgrad beräkna sjukdomens skördenedsättande inverkan, kunna icke

Tabell 14. *Besprutningsförsök mot stjälkröta 1943. Ca 1.200 plantor skördade. En besprutning.*

Spritzversuche gegen die Stengelfäule 1943. Ca 1.200 Pflanzen geerntet. 1 Spritzung.

Fröavkastning = Samenertrag.

Behandling	Stjälkröta		Fröavkastning	
	Angreppsgrad ‰	Relativtal	Kg per parcell	Relativtal
Obehandlat	695±24	100	7,5±0,23	100
Bordå 2 % $^1/_7$	567±52	82	8,2±0,12	109
Bordå 2 % $^1/_8$	393± 6	57	8,3±0,79	111
Borax 20 kg/ha	660±20	95	9,2±1,05	123

Tillförlitlighet:
Angreppsgraden: Minskning av rel. tal från 100 till 92 motsvarar p = 0,2;
» » » » » 100 » 86 » p = 0,05.
Avkastningen: Ökning » » » » 100 » 116 » p = 0,2;
» » » » » 100 » 126 » p = 0,05.
Zuverlässigkeit:
Angriffsgrad: Abnahme der Rel. zahl von 100 bis 92 entspricht p = 0,2;
» » » » » 100 » 86 » p = 0,05;
Ertrag: Zunahme » » » » 100 » 116 » p = 0,2;
» » » » » 100 » 126 » p = 0,05.

Tabell 15. *Besprutningsförsök mot stjälkröta 1944. 2.500 plantor skördade. Två besprutningar.*

Spritzversuch gegen die Stengelfäule 1944. 2.500 Pflanzen geerntet. 2 Spritzungen.

Behandling	Stjälkröta		Fröavkastning	
	Angreppsgrad ‰	Relativtal	Kg per parcell	Relativtal
Obehandlat	525±30	100	7,5±0,41	100
Bordå 2 %	220±19	42	8,7±0,60	117
Germisan 0,2 %	322±24	61	8,4±0,59	112
Mal. grönt 0,01 %	367±19	70	8,4±0,78	112
Borax 20 kg/ha	481±31	92	8,0±0,10	107

Tillförlitlighet:
Angreppsgraden: Minskning av rel. tal från 100 till 90 motsvarar p = 0,2;
» » » » » 100 » 85 » p = 0,05.
Avkastningen: Ökning » » » » 100 » 113 » p = 0,2;
» » » » » 100 » 122 » p = 0,05.
Zuverlässigkeit:
Angriffsgrad: Abnahme der Rel. zahl von 100 bis 90 entspricht p = 0,2;
» » » » » 100 » 85 » p = 0,05.
Ertrag: Zunahme » » » » 100 » 113 » p = 0,2.
» » » » » 100 » 122 » p = 0,05.

dragas av det föreliggande, begränsade materialet. Härtill erfordras givetvis ett större antal försök jämte noggranna observationer angående tidpunkten för angreppets början. Sena angrepp påverka, som ovan antytts, sannolikt icke fröavkastningen, men bidraga givetvis till *Phoma*infektionen av frögyttringarna. En försiktig uppskattning med ledning av 1943 och 1944 års resultat giver emellertid vid handen, att en fullt effektiv bekämpning av stjälkrötan dessa år borde ha medfört en skördestegring på minst 20 %.

Någon tydlig inverkan av borgödslingen på stjälkrötans angreppsgrad kan icke spåras i de föreliggande försöken. Däremot har bortillskottet medfört påtagliga skördeökningar av sådan storleksordning, att de icke kunna sättas i samband med de obetydliga och statistiskt osäkra minskningarna i angreppsgrad. Det är följaktligen högst sannolikt, att stjälkrötan, i motsats till hjärtrötan, uppträder oberoende av plantornas bortillstånd. Skördeökningen i dessa försöksled är förmodligen en ren gödslingseffekt; att denna utfallit olika torde kunna förklaras av, att jorden i de båda försöksfälten företett olika borbehov.

VI. Diskussion rörande olika bekämpningsåtgärder.

Vid bekämpningen av en parasitär växtsjukdom av den typ, som företrädes av *Phoma*stjälkrötan på betfröplantor, kunna någon eller några av följande tre åtgärder komma ifråga. Besprutning eller bepudring med kemiska medel på den växande grödan, huvudsakligen i förebyggande syfte, hygieniska eller rent lantbrukstekniska åtgärder av sådan art, att parasitfrekvensen starkt minskar eller fullständigt undertryckes samt slutligen framställande av mot sjukdomen resistenta värdväxtbiotyper genom förädling.

Möjligheterna att genom resistensförädling inom rimlig tid åstadkomma positiva resultat synas emellertid i det föreliggande fallet av flera orsaker vara starkt begränsade om än icke helt uteslutna. Å ena sidan är värdväxten *(Beta vulgaris)* som bekant korsbefruktare, vilket i och för sig i hög grad försvårar en förädling av detta slag. Att finna utgångsmaterial till förädlingsarbetet i form av relativt resistenta fröplantor torde enligt mina fältiakttagelser icke vara omöjligt. Det förefaller emellertid icke troligt, att den tekniskt komplicerade sockerbetsförädlingen utan vidare skulle vilja bliva ytterligare belastad med ett så osäkert moment, som en resistensinriktning i detta fall skulle innebära, i synnerhet som stjälkrötan icke är av så ödeläggande natur, att tvingande skäl föreligga. Om trots detta ett dylikt arbete påbörjades, skulle det i bästa fall endast resultera i ett i resistenshänseende genomsnittligt förbättrat plantbestånd, ett förhållande, som visserligen skulle medföra någon minskning av sjukdomsgraden och därmed ökad avkastning i fröodlingarna, men inte hindra parasitens förökning på utklyvande mottag-

liga plantor och dess spridning till fröet. Framför allt skulle genomförandet av en resistensförädling i hög grad äventyras genom parasitens starka patogena variation och dess stora och som synes väl utnyttjade möjligheter till nykombinationer av biotyper genom det perfekta stadiet *(Pleospora betæ)*. Det senares för närvarande ostörda övervintring på kvarblivande stjälkrester av fröplantorna torde, om ingen direkt bekämpning insättes på denna punkt, även i fortsättningen utgöra väsentligt hinder för en framgångsrik kamp mot sjukdomen.

Beträffande möjligheterna att genom besprutning av fröplantorna med fungicida medel förebygga sjukdomen, så ha de utförda försöken (Kap. V) visat, att detta i viss utsträckning är möjligt. Genom förbättringar i besprutningsteknik och medel torde även mera påtagliga resultat inom rimlig tid kunna uppnås. Utsikterna att på denna väg fullständigt utrota parasiten förefalla dock minimala. Att bekämpningsåtgärder av denna typ äro praktiskt genomförbara i större skala, även om de äro förenade med icke oväsentliga kostnader, framgår omedelbart av att nikotinbesprutningar mot betbladlusen sedan länge äro vanliga i fröodlingarna. Under bladlusår vore en samtidig insekt- och svampbekämpning med kombinerade besprutningsvätskor ej heller utesluten.

Den mest effektiva bekämpningsåtgärden vore emellertid enligt mitt förmenande att radikalt utrota parasitens sexuella stadium, nämligen de förhållandevis lättåtkomliga askusfruktkropparna av *Pleospora betæ*. Detta torde vara praktiskt genomförbart på relativt kort tid och skulle icke medföra så stora kostnader som årligen återkommande besprutningar i längden innebära. Att döma av de föreliggande iakttagelserna angående stjälkrötans sjukdomsförlopp skulle man genom att tillgripa en dylik åtgärd ha goda utsikter att gå till roten av det onda. Som tidigare framhållits (Sid. 20) har det nämligen genom en sammanställning av egna observationer angående sjukdomens etiologi samt parasitens utvecklingshistoria och biologi med äldre erfarenheter angående *Phoma betæ* varit möjligt, att med ganska stor sannolikhet draga den slutsatsen, att *Pleospora*askosporerna spela en väsentlig, kanske helt dominerande roll vid bildningen av de primära nekroserna på fröplantorna. Den f. n. starka och till synes tilltagande utbredningen av stjälkrötan i fröodlingarna sammanhänger troligen med att mängden infektionsmaterial (pseudothecier av *Pleospora betæ*) efter hand uppförökats i dessa. Odlingarna ligga visserligen icke på samma fält det ena året efter det andra, men de äro i regel stationära på samma egendom i en följd av år, vilket torde säkerställa parasitens kvarblivande och successiva förökning. Det är slutligen icke sannolikt, att askusfruktkropparna bildas på andra substrat än på de efter skörden kvarblivande resterna av fröplantorna, varför ett noggrant tillintetgörande av dessa rester borde vara tillfyllest.

Det praktiska utförandet av denna bekämpningsåtgärd har ännu icke

genom försök prövats. Några större svårigheter synas icke vara förknippade härmed. En förutsättning för att tillfredsställande resultat skola kunna uppnås är givetvis, att dessutom allt avfall efter tröskningen omedelbart brännes. Två förfaringssätt för den kompletterande behandlingen kunna komma i fråga. Det ena är besprutning av de i marken kvarsittande stjälkresterna med kemikalier, av vilka emellertid sannolikt mycket starka koncentrationer skulle erfordras för verkan på de subepidermalt sittande pseudothecieanlagen. Det andra förfaringssättet, som förefaller säkrare och mindre tidsödande, skulle bestå i att skörden av fröplantorna i så måtto ändrades att dessa upprycktes med rötterna i stället för att, som nu är fallet, avskäras ett stycke ovanför marken. Efter transport till platsen för tröskningen, kunde, om tröskning av plantorna i sin helhet är praktiskt ogenomförbar, rötterna avhuggas eller avsågas knippvis omedelbart innan denna procedur och samtligt avfall brännas gemensamt. Detta förfaringssätt, vars detaljutförande kan fastställas genom metodologiska försök, torde icke innebära någon väsentlig arbetsförlust i jämförelse med den nuvarande skördemetoden.

VII. Sammanfattning.

Resultaten av de föreliggande undersökningarna äro i korthet följande. Siffrorna hänvisa till respektive kapitel.

I. En tidigare föga beaktad av *Phoma betæ* (Oud.) Fr. orsakad, parasitär sjukdom på betfröplantor har studerats. Sjukdomen är f. n. mycket allmän i de svenska fröodlingarna och yttrar sig som bruna strimmor eller fläckar på plantornas stjälkar. Angreppen medföra en icke oväsentlig skördeminskning. Vid tröskningen spridas de på stjälkarna bildade *Phoma*sporerna till frögyttringarna, varigenom en godtagbar förklaring till den regelbundna frösmittan kunnat erhållas. Stjälkrötans infektionsförlopp är karakteristiskt; svampfläckarna åstadkommas i regel genom kontaktsmitta från mycelförande basalblad, vilka i sin tur tidigare infekterats av luftburna sporer. Starka skäl tala för att dessa senare till väsentlig del utgöras av askosporer av *Pleospora betæ,* parasitens säcksporstadium.

II. Stjälkrötan är i motsats till övriga av *Phoma betæ* helt eller delvis orsakade sjukdomstyper på andra utvecklingsstadier av betor, icke någon utpräglad dispositionssjukdom. Den uppträder sålunda oberoende av markreaktionen på alla de jordar, där betfröodling förekommer. Sjukdomen påverkas dock i icke ringa grad av gödslingen; kvävegivor öka och fosforsyregivor minska angreppsgraden. Även luftfuktigheten bedömes vara av väsentlig betydelse för sjukdomsförloppet.

III. Förutom de tidigare välkända pyknosporerna nybeskrivas hos *Phoma betæ* två vegetativa reproduktionstyper med direkt från mycelet avsöndrade

celler eller cellgrupper, nämligen dels sönderfall av vissa hyfer i oidieliknande fragment, dels bildning av klamydosporer från luftmycelet. Pyknosporernas enkärnighet demonstreras genom FEULGEN-färgning. Parasitens verkliga säcksporstadium, *Pleospora betæ* [BJÖRLING (1944)], vilket bildas på övervintrande fröstjälkar, är beskrivet och avbildat. Genom infektionsförsök på blad från fröplantor kunde askosporernas aggressivitet påvisas.

IV. Parasitens variation har studerats på ett rikhaltigt kulturmaterial, härstammande dels från pyknosporer av *Phoma betæ* dels från askosporer av *Pleospora betæ*. Av jämförande odlings- och infektionsförsök framgår, att arten *Phoma betæ* består av ett mycket stort antal i morfologiskt och patogent avseende olika biotyper. Den sexuella reproduktionens och mutationsfrekvensens betydelse som variationsorsaker har vidare undersökts. Analyser av sporerna från enskilda aski av *Pleospora betæ* visa, att i vissa fall en utklyvning av olika *Phoma*biotyper i förhållandet 1:1:1:1 förekommer, i andra fall är sporavkomman från samma askus morfologiskt och fysiologiskt enhetlig. Detta innebär att korsbefruktning i viss grad förekommer hos parasiten och att nya patogena raser kunna bildas vid den sexuella reproduktionen. I kulturerna spontant uppträdande morfologiskt och fysiologiskt avvikande mycelsektorer ha bedömts som verkliga mutationer. Mutationsfrekvensen var i det föreliggande materialet påtagligt större i närheten av den meiotiska fasen d. v. s. i direkt från askosporerna utväxande kulturer.

V. I laboratoriet har pyknosporernas och mycelets motståndskraft mot vissa kemikalier prövats. Med kopparsulfat ungefär jämnställd fungistatisk effekt erhölls av lättlösliga bly-, järn- och zinkföreningar jämte några andra ämnen; med kvicksilverklorid jämnställd verkan av bl. a. nickel- och silvernitrat. Det begränsade värdet av dylika laboratorieförsök poängteras; vissa vägledningar för bedömningen av resp. medels praktiska möjligheter kunna dock erhållas. Så var t. ex. fallet beträffande malakitgrönt, vilket också i praktiska försök visade sig verksamt även i så ringa koncentration som 0.01 %. Sjukdomens angreppsgrad kunde i besprutningsförsök på fältet med bästa medel (bordåvätska) nedbringas till drygt hälften och avkastningen ökas med cirka 15 %.

VI. En jämförelse av olika bekämpningsåtgärders möjligheter ger vid handen, att utsikterna att genom resistensförädling nå tillfredsställande resultat i det föreliggande fallet äro starkt begränsade, främst genom parasitens för närvarande starka patogena variation. Möjligheterna att genom enbart besprutningar av den växande grödan effektivt bekämpa sjukdomen bedömas också vara otillräckliga. Såsom bästa bekämpningsåtgärd föreslås ett radikalt utrotande av parasitens sexuella stadium, nämligen de förhållandevis lättåtkomliga askusfruktkropparna på de övervintrande fröplanteresterna. Denna åtgärd torde även vara praktiskt genomförbar.

Zusammenfassung.

Titel der Mitteilung: *Untersuchungen über Phoma betæ (Oud.) Fr. unter besonderer Berücksichtigung einer durch den Pilz verursachten Stengelfäule der Rübensamenpflanzen.*

Einleitend wird in grossen Zügen das Bild gezeichnet, das wir auf Grund der heutigen Einsichten betreffs der Ätiologie und der wirtschaftlichen Bedeutung der verschiedenen Rübenkrankheiten, an denen *Phoma betæ* beteiligt ist, gewinnen. Das regelmässige Vorkommen des Pilzes auf den Samenknäueln führt unter gewissen Bedingungen zu einem Wurzelbrande von bisweilen ernstem Charakter. Die Rolle des Pilzes als sekundärer Schädling bei der Herzfäule, welche Krankheit bekanntlich primär durch Bormangel verursacht wird, ist nicht völlig geklärt. Die durch den Schmarotzer auf den Rüben ersten Jahres verursachten Blattflecken [POOL u. MC KAY (1915) u. a.] tragen in gewissem Grade zu ihrer Propagation bei, sind aber von nur geringer oder ohne wirtschaftliche Bedeutung. Die Schädigung der Rübensamenpflanzen durch den Pilz und sein etwaiger Einfluss auf Samenertrag und Samengüte sind Fragen, die noch der Klärung harren. Ebenso ist der wahrscheinliche Zusammenhang zwischen dem Krankheitsbild auf den Samenpflanzen und der *Phoma*frequenz auf dem Samen mit daraus resultierender Wurzelbrandgefahr noch ungeklärt.

In den schwedischen Zuckerrübensamenkulturen der Küstengebiete Süd- und Westschonens (Abb. 1) herrscht allgemein eine bisher wenig beachtete Krankheit. Diese äussert sich durch braune Streifen oder Flecken an den Stielen der Samenpflanzen und dürfte mit der schon von FRANK (1896) kurz erwähnten *Phoma*krankheit an Rübensamenpflanzen identisch sein. Die durch die Krankheit verursachten Schäden sind als ernst zu beurteilen, u. a. deshalb, weil stark angegriffene Pflanzen vorzeitig zu reifen scheinen und dadurch Samen von geringerer Güte und auch in kleinerer Menge liefern. Die Krankheit kommt praktisch in sämtlichen schonischen Samenzüchtungen in grösserer oder geringerer Frequenz vor.

I. *Das Krankheitsbild.*

Die äusseren Symptome zeigen sich erst Ende Juli oder Anfang August als braune oder schwarze Nekrosen von 1—25 cm Länge und ½—3 cm Breite, die in der Regel auf das untere Drittel der Stengel begrenzt sind (Abb. 2, 3). In dem oft gräulichen Zentrum der Nekrosen findet man Pykniden von *Phoma betæ*, die mit dem blossen Auge oder mit der schwachen Lupe sichtbar sind. Beim Dreschen werden viele Pykniden zerschlagen, so dass die Sporen sämtliche Samenknäuel imprägnieren, wodurch das so gut wie regelmässige

Vorkommen von *Phoma* auf den Samen seine wahrscheinliche Erklärung findet.

Einige Mikrophotos (Abb. 5—14) geben Übersichts- und Detailbilder der inneren Symptome. Der Pilz wächst vorzugsweise interzellular in den äusseren Geweben bis ins Kambium hinein. Das Wachstum ist ausgesprochen pertophytisch. Seltener wird der Holzteil der Leitbündel und das Markgewebe invadiert.

Die weitaus meisten Stengelnekrosen entstehen durch Berührungsansteckung durch von *Phoma* früher infizierte basale Blätter oder Blattfragmente, die bei feuchter Witterung an den Stengeln festkleben (Abb. 15—16). In gewissen Fällen kann Myzel von infizierten Blättern durch den Blattstiel bis zum Stengel wachsen (Abb. 15, dritter Stengel von rechts). Auch die Rübenblattlaus (*Doralis fabæ* Scop.) kann Träger, doch seltener Überträger der Ansteckung sein. — Blattflecken mit *Phoma*pykniden (Abb. 18—21) sind in Samenzüchtungen weit häufiger als auf Feldern mit Rüben ersten Jahres. Die Blätter der Samenpflanzen scheinen im allgemeinen sowohl gegenüber Sporen- und Myzelinfektionen von *Phoma* als auch gegenüber Ascosporeninfektionen von *Pleospora betæ*, der Schlauchsporenstufe des Schmarotzers, weniger resistent zu sein (Tab. 1).

Studiert man die Entstehung der *Phoma*blattflecke an Samenpflanzen im Felde, so zeigt es sich, dass Anfang oder Mitte Juli plötzlich isolierte Flecken entstehen, in der Regel an den basalen Blättern, und zwar gleichzeitig an einer recht grossen Anzahl von Pflanzen. Diese Art des Auftretens deutet an, dass es sich mit grösster Wahrscheinlichkeit um Infektion durch vom Winde getragene Sporen handelt. Eine direkte Verbindung mit einem eventuellen Ansteckungsherd in der Setzlingswurzel durch aus dieser emporwachsendes Myzel ist ausgeschlossen. Zwei Sporentypen, nämlich Pyknosporen von *Phoma betæ* und Ascosporen von *Pleospora betæ* können in Frage kommen. Meiner Auffassung nach spielen die Pleosporaascosporen in diesem Zusammenhang eine wesentliche, möglicherweise die ganz beherrschende Rolle. Hierfür lassen sich folgende Gründe anziehen. Die Zahl der Nekrosen mit lebendem *Phoma*myzel (Tabelle 7, Gruppe 7 und 8) an den Setzlingen vor dem Auspflanzen ist sehr gering. Observationen von vergleichenden Kulturen zeigen einen gleichmässigen und von der verschiedenen Abstammung der Setzlinge unabhängigen Grad von Stengelfäulebefall, was entschieden gegen eine Übertragung mit den Setzlingen selbst spricht (Tab. 3). Im Boden saprophytisch lebendes *Phoma*myzel und Pykniden behalten nach Beobachtungen von Pool u. Mc Kay (1915) ihre Infektionskraft nur 3, im günstigsten Falle 5—8 Monate, weshalb eine effektive Überwinterung des Schmarotzers auf diese Weise nicht gesichert ist. Das Vorkommen solcher infektionstauglicher Stufen des Pilzes im Boden wird übrigens von mehreren Autoren

[BUSSE, PETERS u. ULRICH (1911) u. a.] bestritten und dürfte jedenfalls sehr selten sein. Andererseits gibt es während der ganzen Vegetationsperiode Infektionsmaterial in Form von *Pleospora*ascosporen in der Nähe der Samenkulturen. Die Fruchtkörper kommen auf überwinternden Stielen von Samenpflanzen der Züchtung des Vorjahres vor. Zwar werden diese im allgemeinen nach dem Dreschen verbrannt, doch bilden sich auch an den bei der Ernte im Boden verbleibenden dezimeterlangen Stengelresten, die nicht vernichtet werden, im folgenden Winter zahlreiche Fruchtkörper von *Pleospora betæ*, die im nächsten Sommer infektionstaugliche Ascosporen enthalten. Was aber vor allem für die Annahme spricht, dass die *Pleospora*ascosporen wahrscheinlich eine wesentliche Rolle als Infektionsquelle der *Phoma*blattflecke auf den Samenpflanzen spielen, das ist der sehr grosse Reichtum an *Phoma*-biotypen, der in den Samenkulturen vertreten ist (Tab. 7). Diese grosse Variation dürfte durch die Annahme einzelner Ansteckungsherde mit vegetativ gebildeten Sporen (*Phoma*pykniden) nicht hinreichend erklärt werden können; dagegen ist er durchaus erklärlich, wenn die Infektionen überwiegend durch Ascosporen bewirkt werden. Bei der sexuellen Reproduktion bilden sich nämlich in den *Pleospora*fruchtkörpern zahlreiche verschiedene *Phoma*biotypen (Tab. 8). In einer vorläufigen Mitteilung [BJÖRLING (1944)] ist zwar die Bedeutung der Ascosporen als Variationsursache hervorgehoben worden, während dagegen ihre ausbreitungsbiologische Funktion zugunsten der auf den Samenknäueln befindlichen *Phoma*stufen unterschätzt worden war. Nach abgeschlossener Bearbeitung des vorliegenden Materials bedarf indessen diese frühere Ansicht einer Berichtigung, und nach meiner jetzigen Auffassung muss den *Pleospora*ascosporen ausserdem eine entscheidende Rolle als Ansteckungsüberträger der Stengelfäule zugesprochen werden.

II. *Die Abhängigkeit der Krankheit von gewissen äusseren Faktoren.*

Die Stengelfäule ist im Gegensatz zu den übrigen durch *Phoma betæ* ganz oder zum Teil verursachten Krankheitsformen an Rüben keine ausgeprägte Dispositionskrankheit.

Um einen zahlenmässigen Ausdruck für den Grad des Befalls in verschiedenen Samenkulturen zu gewinnen, wurde teils die Ausbreitung der Krankheit berücksichtigt, d. h. die prozentuale Anzahl befallener Pflanzen auf einer bestimmten Fläche (Probe- oder Versuchsparzelle), teils die Intensität, d. h. die durchschnittliche Nekrotisierung pro befallene Pflanze auf derselben Fläche. Die Verteilung der erkrankten Pflanzen innerhalb dieser kleineren Flächen war gleichmässig, was auch im allgemeinen auf grösseren Anbauflächen der Fall zu sein scheint, wenn man von den oft schwächer befallenen Reihen an den Rändern absieht. Die Ausbreitung wurde in einigen Fällen (die Bodenreaktion: Probeflächen 2500 qm in verschiedenen Samenkulturen) durch Schätzung der prozentualen Anzahl befallener Pflanzen beurteilt; in anderen Fällen (Düngungs- und Feuchtigkeitsversuche: Nettoparzellen 36 bzw.

28 qm) wurde sie genauer ermittelt, und zwar durch Zählung sämtlicher gesunden und kranken Pflanzen. Die Intensität wurde nach einer Skala 0—10 beurteilt; 0 bedeutet völlig gesunde, 10 die am stärksten befallenen Pflanzen. In den ersteren Fällen wurde die durchschnittliche Befallsstärke innerhalb der Probefläche geschätzt, in den letzteren Fällen wurde jede Pflanze der Parzellen für sich eingestuft. Das Produkt aus den so gefundenen Werten für Ausbreitung und Intensität ist als Mass für den Grad des Befalls verwendet worden, der hierdurch in Promille ausgedrückt wurde (Maximum 1000 bei 100 %-igem Befall mit der Intensität 10). Obwohl diese zum Teil auf subjektiven Urteilen fussenden Werte nicht exakt den wahren Befallsgrad angeben, dürften sie doch als Ausdruck für die ungefähre Grössenordnung desselben in Vergleichen, bei denen grosse Differenzen vorkommen, brauchbar sein.

Die Stengelfäule kann sowohl auf sauren wie auf alkalischen Böden in schwerer Form auftreten (Tab. 2). Es wurde kein Zusammenhang zwischen Bodenreaktionszahl und Befallsgrad erkannt (Korr.koeff. 0.20). Dagegen ergab sich aus dem vorliegenden Material ein deutlich negativer Zusammenhang (Korr.koeff. 0.79) zwischen Phosphatzahl und Befallsgrad. Indessen wirken auch andere Faktoren ein, wie Stickstoffdüngung, Feuchtigkeit der Luft und örtlicher Reichtum an Infektionsmaterial. In einem Düngungsversuch wurde eine sichere Steigerung des Befallsgrades durch Stickstoffzusatz erhalten, eine ebenfalls sichere, obwohl geringere Abnahme des Befallsgrades durch Superphosphatzusatz (Tab. 4). Kalidüngung blieb ohne Einfluss. Die Phosphat- und Kalizahlen waren in dem betreffenden Versuchsboden indessen ziemlich hoch. Durch Bewässerungsversuche in kleinerem Massstab konnte bei einer Gelegenheit eine deutliche Steigerung des Befallsgrades festgestellt werden.

III. *Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Schmarotzers.*

Mikrophotos geben Einzelheiten der vegetativen Stufen des Schmarotzers wieder (Myzel und Pykniden, Abb. 22 33). Ausser den wohlbekannten Pyknosporen werden zwei vegetative Reproduktionstypen mit direkt vom Myzel abgesonderten Zellen oder Zellgruppen neubeschrieben, nämlich teils Zerfall gewisser Hyphen in oidienähnliche Fragmente (Abb. 24), teils Bildung von Klamydosporen aus dem Luftmyzel (Abb. 25). Die Einkernigkeit der Pyknosporen konnte durch Feulgen-Färbung aufgezeigt werden (Abb. 37). Die Pykniden werden sowohl meristogen (Abb. 26) als symphogen (Abb 27) gebildet.

Nach den Angaben moderner mykologischer und pflanzenpathologischer Handbücher wäre *Mycosphaerella tabifica* (P. u. D.) Johans. die Schlauchsporenstufe von *Phoma betæ*. Diese Angaben sind indessen nach meinen Observationen unzutreffend. Die richtige Ascomycetart ist vielmehr *Pleospora betæ*, die voriges Jahr neubeschrieben wurde [Björling (1944)]

Die Fruchtkörper bilden sich auf überwinternden Stielen von Samenpflanzen. Der genetische Zusammenhang der Art mit *Phoma betæ* erhellt aus den nachstehenden Beobachtungen.

Bei verschiedenen Gelegenheiten wurden durch das übliche Streuverfahren oder durch Mikromanipulator im ganzen 131 Einzelascosporenkulturen von *Pleospora betæ* dargestellt. In sämtlichen Kulturen entwickelten sich *Phoma*-pykniden mit Pyknosporen, die nach Grösse und Form gut mit den entsprechenden Körpern des Vergleichsmaterials von *Phoma betæ* übereinstimmten. Das allgemeine Wachstumsbild der Kulturen war ferner derart, dass sie sich zwanglos in früher isolierte Biotypenserien von *Phoma betæ* einfügen liessen. Infektionsversuche mit Myzel und Sporen aus diesen Einzelsporenkulturen an gesunden Stengelpartien von Samenpflanzen erbrachten braune Streifennekrosen von normalem Stengelfäuletypus, in denen sich erneut mit *Phoma betæ* identische Pykniden bildeten (Tab. 10). Ergänzend zu diesen Versuchen wurden auch Myzelinfektionen an Samenknäueln von gesunden Samenpflanzen nach Sterilisation der Oberfläche ausgeführt. Die aus den Samenknäueln hervorwachsenden Keimlinge zeigten typischen *Phoma*wurzelbrand. Aus diesen Kultur- und Infektionsversuchen geht hervor, dass die aus den Ascosporen von *Pleospora betæ* wachsenden haploiden Myzelien in allen wesentlichen morphologischen und pathologischen Eigenschaften mit *Phoma betæ* identisch sind und dass folglich die fragliche *Pleospora*art als die rechte sexuelle Entwicklungsstufe dieses Schmarotzerpilzes anzusehen ist.

Die Entwicklung der Ascusfruchtkörper von *Pleospora betæ*, die an mit dem Mikrotom hergestellten Schnitten studiert wurde, ist kurz folgende. Schon im Herbst (Okt.-Nov.) werden unter der Epidermis des Wirtes die Fruchtkörperinitialen als kompakte plektenchymatische Stromata angelegt. Im Zentrum derselben differenzieren sich aus mehrkernigen ascogonialen Zellen auf in den Einzelheiten nicht näher zu verfolgende Art und Weise ascogene Hyphen mit zweikernigen Zellen. Aus diesen erwachsen verstreute Asci durch das in intertheciale Fasern umgewandelte Plektenchym (Abb. 40). Das Innere der Fruchtkörper füllt sich mit nach und nach neugebildeten Asci, die in einem mehr oder weniger dichten Pseudohymenium geordnet sind (Abb. 41, 42). Die Entwicklung vollzieht sich also nach dem ascolokulären Typus [NANNFELDT (1932)] und die Fruchtkörper sind folglich keine echten Perithecien. Sie werden im folgenden nach v. HÖHNELS Terminologie Pseudothecien genannt.

Die Pseudothecien sind schwarze, ungefähr halbkugelige Fruchtkörper, 230—340 μ breit und 160—205 μ hoch, mehr oder weniger in die äusseren Gewebe der Wirtspflanze eingesenkt (Abb. 40—42).

Die reifen Ascosporen sind hell gelbgrün, 19,5—25,0 μ lang und 8,5—10,00 μ breit. In der Regel haben sie 3 Querwände, die beiden mittleren Zellen ausserdem 1 oder 2 Längswände (Abb. 43). Ascosporen mit 4 oder 5 Querwänden kommen seltener vor, und zwar dann gewöhnlich zwei oder vier in einem Ascus mit sonst normalen Sporen. In einem Falle wurde ein Ascus beobachtet, dessen sämtliche Sporen 4 Querwände hatten, in einigen Fällen Asci mit 1 oder 3 solchen. Diese unregelmässige Verteilung deutet an sich darauf hin, dass die Unterschiede

in der Zahl der Querwände nicht genotypisch bedingt sind, was auch übrigens durch ein paar Sporenanalysen bestätigt wurde. In zwei Fällen wurde nämlich derselbe *Phoma*biotyp sowohl aus 3- wie 4-querwandigen Ascosporen eines und desselben Ascus erhalten. Die Abweichungen in der Wandbildung waren in diesen Fällen offenbar rein modifikativer Art; vermutlich durch zufällige Unterschiede in der Nahrungszufuhr bei der Differenzierung der Sporen verursacht.

Die Ascosporen keimen erheblich schneller als die Pyknosporen, in destilliertem Wasser schon nach 1—2 Stunden bei 20° und 25°. In der Regel wachsen mehrere Keimschläuche aus (Abb. 44). Diese sind an der Basis ebenso wie der einzige Keimschlauch der Pyknosporen oft mit einer oder mehreren kugeligen Anschwellungen versehen (Abb. 44 rechts). Die Keimfähigkeit ist praktisch hundertprozentig. Die Temperaturpunkte für die Keimfähigkeit waren die gleichen wie für die Pyknosporen, Min. 0°—5°, Opt. 20°—25° und Max. 30°—35°. Die Lebensdauer der Ascosporen hat noch nicht festgestellt werden können. Im Laboratorium trocken aufbewahrte Pseudothecien enthielten nach 20 Monaten noch Ascosporen, von welchen 80 % ihre Keimfähigkeit nicht eingebüsst hatten.

IV. *Die Variation des Schmarotzers.*

Da eine eingehende Kenntnis der pathogenen Variation des Schmarotzers von wesentlicher Bedeutung ist, wenn man die Wirksamkeit verschiedener bei der Stengelfäule denkbaren Bekämpfungsverfahren beurteilen will, erschien eine ausführliche Untersuchung am Platze. Eine Klärung dieser Frage beschränkt sich ferner, wenn sie auf einer breiteren Grundlage durchgeführt wird, nicht auf die durch den Pilz verursachten Symptome an den Samenpflanzen. Vielmehr können die Ergebnisse einer solchen Untersuchung auch auf die Beurteilung anderer Rübenkrankheiten, für die *Phoma betæ* mitverantwortlich ist, z. B. des Wurzelbrandes, Anwendung finden.

Ein Teil der im Laboratorium untersuchten *Phoma*kulturen war von Nekrosen an Samenpflanzen erhalten, einige von Rüben ersten Jahres mit Blattflecken oder Wurzelbranderscheinungen und einige von Samenknäueln (Tab. 7). In den Rohkulturen traten bisweilen morphologisch verschiedene Sektoren auf (Abb. 45), was darauf zurückzuführen war, dass das Impfmaterial zwei oder mehr *Phoma*biotypen enthielt. Die Reinzüchtung erfolgte nach Isolierung einzelner Pyknosporen. Ein kleinerer Teil der *Phoma*kulturen schliesslich wurde von Ascosporen von *Pleospora betæ* erhalten. Die geographische Herkunft des Materials ist aus der Karte Abb. 46 und aus Tab. 5 ersichtlich.

Vergleichende Kulturversuche auf synthetischem Nähragar zeigten teils, dass die modifikative Variation unter den Abkömmlingen derselben Einzelsporenkultur gering war (Abb. 47 ff.), teils dass beträchtliche morphologische

Unterschiede vorlagen zwischen Einzelsporenkulturen verschiedener Herkunft (Abb. 48—51). Bei der Reproduktion haben nur die strukturalen Unterschiede, nicht aber die beträchtlichen Pigment- und Luftmyzeldifferenzen wiedergegeben werden können. Die Unterschiede waren bei vegetativen Vermehrungen konstant und wurden als genotypisch bedingt beurteilt. Analysen an Material von Samenkulturen zeigten, dass praktisch jede neue Feldisolierung, die nicht in unmittelbarer Nähe der vorigen vorgenommen wird, einen neuen *Phoma*biotyp liefert. Auf ein und derselben Pflanze oder ein und demselben Blatt ist jedoch der Biotypenreichtum geringer (Tab. 6). Bei Isolierungen von Ascosporen direkt aus einzelnen Asci von *Pleospora betæ* mit dem Mikromanipulator wurden in gewissen Fällen ebenfalls konstante und genotypisch bedingte Unterschiede zwischen den Einzelascosporenkulturen festgestellt (Tab. 8, Abb. 52). Diese Ausspaltung verschiedener Biotypen bei der sexuellen Reproduktion besagt, dass in gewissem Ausmass Kreuzbefruchtung in der Art vorkommt.

Die obige Folgerung hinsichtlich des Vorkommens von Kreuzbefruchtung gründet sich auf unsere jetzige Einsicht betreffs der Entwicklungsgeschichte der parasitischen Ascomyceten, wonach die Biotypen (die Myzelien), Haplonten sind, deren Karyogamie und Meiosis in den jungen Ascus verlegt sind. Nach dieser Auffassung ist es klar, dass Ausspaltungen verschiedener Biotypen bei der Ascosporenbildung nur nach Kreuzbefruchtung eintreten können, d. h. nach einem Zusammentreffen genotypisch verschiedener Kerne. Sollte Polyploidie vorliegen, was bisher bei den Euascomyceten nicht sicher erwiesen und daher auch betreffs der *Phoma*biotypen vorläufig weniger wahrscheinlich ist, könnte man in gewissen Fällen theoretisch eine kleine Zahl von Ausspaltungen auch nach Selbstbefruchtung erwarten. So würde es nach kürzlich stattgefundener Allopolyploidie mit partieller oder keiner Autosyndese sein. Die Entstehung dieses Typus von Polyploidie ist indessen bekanntlich wenigstens mit einer vorhergehenden Kreuzbefruchtung verknüpft. In einer gedachten Population mit solchen allopolyploiden *Phoma*biotypen mit ausschliesslicher Selbstbefruchtung dürfte sich auch die Anzahl der spaltenden Biotypen mit zunehmender »Homozygotie» in der Population bald vermindern. Die verhältnismässig hohe Frequenz von Asci mit heterogenen Nachkommen in den vorliegenden Analysen (Tab. 8) spricht gegen die Möglichkeit selbstbefruchtender polyploider *Phoma*biotypen. Die Ausspaltungen dürften sich am einfachsten als eine Folge von vorhergegangener Kreuzbefruchtung erklären lassen. Das Wesentliche vom pflanzenpathologischen Gesichtspunkt aus sind indessen, wie oben dargelegt, nicht so sehr die Einzelheiten des Ausspaltungsmechanismus, als vielmehr die Tatsache, dass bei der sexuellen Reproduktion verschiedene *Phoma*biotypen gebildet werden können.

Mit einigen der isolierten *Phoma*biotypen wurden an den Stengeln von Samenpflanzen Infektionsversuche vorgenommen, wobei die Wachstumsgeschwindigkeit der Nekrosen und die Fruktifikationszeit (die Pyknidenbildung) festgestellt wurden. Wie diese Versuche u.a. zeigten, bestanden erhebliche quantitative und qualitative Unterschiede hinsichtlich der Virulenz zwischen

verschiedenen *Phoma*biotypen (Tab. 9, Abb. 53). Auch die aus einem und demselben Ascus isolierten Biotypen können pathogen verschieden sein (Tab. 10, Abb. 54). Die Fruktifikationszeit wird durch die Rübenbiotypen bestimmt. Die Pyknidenbildung erfolgte nämlich bei sämtlichen *Phoma*biotypen nach einem bestimmten Zeitraum von 4—12 Tagen je nachdem, welcher Rübenbiotyp infiziert worden war. Es bestand kein Zusammenhang zwischen Fruktifikationszeiten und den Wachstumsgeschwindigkeiten der Nekrosen.

In gewissen Einzelsporenkulturen traten spontan morphologisch und pathogen abweichende Myzelsektoren auf, die als Mutationen angesprochen wurden (Abb. 56, Tab. 11). Einige von diesen verhielten sich bei vegetativer Vermehrung konstant (Abb. 57), andere waren instabil und bildeten durch neue Sektoren den Ursprungstypus zurück (Abb. 59). Die Mutationsfrequenz in Kulturen von ausschliesslich vegetativem Ursprung war niedrig (etwa 0.1 %); in Kulturen aus Ascosporen war sie höher (etwa 1.4 %).

Die obigen Beobachtungen zeigen, dass sich die Art *Phoma betæ* durch einen sehr grossen Biotypenreichtum auszeichnet. Analysen aus Nekrosen von verschiedenen durch den Pilz verursachten Krankheitstypen an Rüben ergeben, dass es eine Menge von morphologisch wie pathogen deutlich voneinander unterschiedenen *Phoma*biotypen gibt, die sich nicht nur auf geographisch weit voneinander entfernte Orte verteilen, sondern auch auf verschiedenen Pflanzen eines und desselben Feldes vorkommen. Ja, eine und dieselbe Samenpflanze ist oft von mehreren verschiedenen Biotypen angegriffen. Bisweilen lässt sich jedoch derselbe Biotyp von sämtlichen Pilzflecken eines angegriffenen Blattes oder von verschiedenen benachbart wachsenden Samenpflanzen isolieren. In Feldern mit Rüben ersten Jahres dagegen scheint der Biotypenreichtum in den Blattflecken geringer zu sein; bei der Analyse dieses Krankheitstypus konnte derselbe *Phoma*biotyp aus mehreren Pflanzen isoliert werden, die in einem Abstand von bis zu etwa 200 m voneinander wuchsen. Es ist möglich, dass diese grössere Einheitlichkeit damit zusammenhängt, dass die Blätter der Rüben ersten Jahres widerstandsfähiger gegen Sporeninfektionen sind als die Blätter der Samenpflanzen. Dies zeigt sich auch in einer erheblich geringeren Krankheitsfrequenz — auf Feldern mit Rüben ersten Jahres sind in der Regel nur 0—2 % der Pflanzen angegriffen, in den Samenkulturen dagegen oft 60—90 %. — Ferner kann man vermuten, dass als eine Folge dessen eine wahrscheinlich strenge Selektion unter den *Phoma*biotypen vor sich geht, die dazu führt, dass nur eine kleinere Zahl von für diese Wirtspflanzenstufe aggressiven Biotypen Entwicklungsmöglichkeiten finden. Analysen des Biotypenbestandes in Samenknäueln und in von *Poma* befallenen Keimpflanzen mit Wurzelbrandsymptomen ergaben schliesslich eine Variation von etwa derselben Grössenordnung wie auf den Samenpflanzen.

Um diese beträchtliche Variation aufrechtzuerhalten, scheinen dem Schmarotzer zwei Möglichkeiten offenzustehen, nämlich Neubildung von Biotypen teils durch Rekombinationen bei der sexuellen Reproduktion (Pseudothecienbildung), teils durch Mutationen. Die Ergebnisse der Ascosporenisolierung aus einzelnen Asci von *Pleospora betæ* zeigen, dass in gewissen Fällen eine Ausspaltung von vier verschiedenen Haplonten, d. h. vier verschiedenen *Phoma*biotypen im Verhältnis 1:1:1:1 erfolgt (Tab. 8). Dies ist auch theoretisch zu erwarten, wenn der primäre, diploide Ascuskern in diesen Fällen für zwei oder mehr Faktorenpaare heterozygotisch war, was mit Rücksicht auf die vielen morphologischen und physiologischen Differenzen zwischen den *Phoma*biotypen sehr wahrscheinlich ist. In dem vorliegenden Material kamen auch zwei zweifelhafte Fälle mit Ausspaltung von nur zwei Haplonten im Verhältnis 1:1 vor, was zwar theoretisch möglich ist mit einem primären, diploiden Ascuskern, der in nur einem Faktorenpaar heterozygotisch ist. Gewisse Unregelmässigkeiten in Aussehen und Wachstum der Haplonten liessen indessen vermuten, dass auch diese beiden Fälle wahrscheinlich dem Spaltungstyp 1:1:1:1 angehörten. Die Nachkommen gewisser Asci waren sämtlich morphologisch gleich und wurden als ein und demselben *Phoma*biotyp angehörig beurteilt. In diesen Asci war somit keine Spaltung erfolgt. Ob hier homozygotische primäre Ascuskerne vorgelegen haben, die durch Verschmelzung von genotypisch gleichen Haplontenkernen gebildet waren, was am wahrscheinlichsten ist, oder ob möglicherweise die fraglichen Asci apomiktisch waren, lässt sich nicht entscheiden, da die cytologischen Umstände bei der Befruchtung noch nicht im einzelnen geklärt sind. — Aus den vergleichenden Ascosporenuntersuchungen geht indessen mit Bestimmtheit hervor, dass neue in morphologischer und pathogener Hinsicht verschiedene *Phoma*biotypen bei der sexuellen Reproduktion entstehen können.

Einige in haplontischen homokaryotischen Kulturen spontan auftretende, abweichende Myzelsektoren sind als echte Mutationen angesprochen worden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass solche sich auch in der Natur bilden. Eine der Mutanten zeigte durch grössere Wachstumsgeschwindigkeit und Pathogenität eine im Vergleich zu der des Ursprungsbiotyps erhöhte allgemeine Vitalität, ein Umstand, der, in natürliches Milieu umgesetzt, einen positiven Beitrag zur Anzahl lebenskräftiger Biotypen innerhalb der Art bedeuten dürfte. Von Interesse ist in diesem Zusammanhang auch der Nachweis, dass die Mutationsfrequenz in der Nähe der meiotischen Periode am höchsten ist.

Die obige Untersuchung über die Variation in der Art *Phoma betæ* ist nicht nur theoretisch anwendbar, sondern sie erleichtert auch die Beurteilung dessen, welche praktischen Bekämpfungsmassnahmen das beste Ergebnis liefern dürften.

V. *Bekämpfungsversuche mit chemischen Mitteln.*

Im Laboratorium wurde die Widerstandskraft der Pyknosporen und des Myzels gegen eine Reihe von Chemikalien untersucht.

Gewisse Versuche, durch welche die zur Hemmung der Keimung oder des Myzelwachstums notwendigen Konzentrationen bestimmt werden sollten, wurden auf Agar mit 1 % Glykose nebst dem Mittel, dessen fungistatischer Effekt geprüft werden sollte, ausgeführt. Die Pyknosporen wurden durch leichten Abdruck mit steriler Baumwolle, die in Sporenansammlungen getaucht worden war, auf dem Nährboden angebracht; das Myzel wurde in Form von in Agarwürfeln wachsenden Hyphenspitzen geimpft. Es war eine einschichtige Verteilung der Sporen notwendig, um gleichmässige Resultate zu erzielen. Die Sporendichte wurde auf 5.000—10.000 pro mm^2 berechnet, weshalb es sich bei schwachen Hemmungskonzentrationen nicht um einen oligodynamischen Effekt im üblichen Sinne handeln kann. In anderen Versuchen, welche die abtötende (fungizide) Wirkung einiger Mittel feststellen sollten, wurden Sporen oder Myzel eine Stunde lang in Lösungen der fraglichen Mittel getaucht und dann auf Nähragar gebracht. Der begrenzte Wert von Laboratoriumsversuchen dieser Art wird betont, doch lassen sich gewisse Anhaltspunkte für die Beurteilung der praktischen Möglichkeiten der betreffenden Stoffe wohl gewinnen.

Die Ergebnisse sind in Tab. 12 zusammengestellt. Die Genauigkeit der angegebenen Werte ist nur relativ; wenn bei einer Konzentration eine Hemmung und bei einer halb so schwachen Konzentration Keimung beobachtet wurde, so blieb das dazwischen liegende Gebiet ununtersucht. Verschiedene Stoffe zeigten keine fungizide Wirkung. Etwa gleich wie Kupfersulphat wirkten leichtlösliche Salze von Eisen, Blei und Zink nebst einigen anderen Verbindungen. Die Handelspräparate Abavit, Uspulun und Germisan waren in diesen Versuchen gleich wirksam. Eine der des Quecksilberchlorids etwa gleichzustellende Wirkung hatten Nickel- und Silbernitrat sowie Natriumselenit. Malachitgrün war in schwachen Konzentrationen sehr wirksam hemmend und auch abtötend. Einige von diesen Stoffen mit fungistatischer und fungizider Wirkung dürften bisher im Feldversuch noch nicht geprüft worden sein.

Durch Bespritzungsversuche im Kleinen wurden einige Mittel im Laboratorium nach einem einfachen von Berch u. Wagner (1940) angegebenen Verfahren geprüft. Siehe Tab. 13 und Abb. 62.

In den Jahren 1943 und 1944 wurden ein paar Feldversuche mit Bespritzung gegen die Stengelfäule ausgeführt. Der Befallsgrad wurde vor der Ernte ermittelt, indem sämtliche gesunden und kranken Pflanzen gezählt und die Intensität pro angegriffene Pflanze bestimmt wurden. Es wurden erhebliche Senkungen des Befallsgrades und nicht unwesentliche Steigerungen des Samenertrags erzielt durch Bespritzung mit Bordeauxflüssigkeit 2 % (am besten), Germisan 0.2 % und Malachitgrün 0.01 % (Tab. 14, 15). Die beiden letztgenannten Mittel waren etwa gleich wirksam. Boraxdüngung (20 kg/ha)

erbrachte deutliche Steigerungen des Ertrages (23 bzw. 7 %), doch keine sichere Änderung im Grade des Stengelfäulebefalls. Die Wirkung des Borax wird als reine Düngewirkung angesprochen; die Abweichung in den Ergebnissen kann daran liegen, dass der Boden auf den beiden Versuchsfeldern einen verschieden hohen Borbedarf hatte.

VI. *Diskussion über verschiedene Bekämpfungsmassnahmen.*

Bei der Bekämpfung einer parasitären Pflanzenkrankheit von der Art, wie sie die *Phoma*stengelfäule der Rübensamenpflanzen darstellt, können eine oder einige der nachstehend genannten drei Massnahmen in Frage kommen. Bespritzung oder Bestäubung mit chemischen Mitteln, hauptsächlich in vorbeugehder Absicht; hygienische oder rein ackerbautechnische Massnahmen, durch die die Schmarotzerfrequenz stark gesenkt oder völlig zum Verschwinden gebracht wird; drittens schliesslich die Züchtung von Wirtspflanzenbiotypen durch Veredlung, die gegen die Krankheit resistent sind.

Die Möglichkeiten, durch Resistenzzüchtung in absehbarer Zeit positive Ergebnisse herbeizuführen, erscheinen im vorliegenden Falle jedoch aus mehreren Gründen stark beschränkt, wenn auch nicht ganz ausgeschlossen. Einerseits ist die Wirtspflanze *(Beta vulgaris)* bekanntlich Kreuzbefruchter, was an und für sich eine derartige Veredlung hochgradig erschwert. Ausgangsmaterial für das Veredlung in Form von relativ resistenten Samenpflanzen zu finden, dürfte nach meinen Feldbeobachtungen nicht unmöglich sein. Doch ist kaum anzunehmen, dass die technisch komplizierte Zuckerrübenveredlung ohne weiteres noch um ein so unsicheres Moment bereichert werden möchte, wie es eine Resistenzeinstellung in diesem Falle bedeuten würde, besonders da die Stengelfäule nicht so verheerender Natur ist, dass zwingende Gründe vorlägen. Würde eine solche Arbeit trotzdem in Angriff genommen, so würde sich bestenfalls nur ein hinsichtlich der Resistenz durchschnittlich verbesserter Pflanzenbestand ergeben, wodurch zwar der Grad des Befalls ein wenig gesenkt und damit der Samenertrag entsprechend gesteigert würde, nicht aber würde es die Vermehrung des Schmarotzers auf ausspaltenden empfänglichen Pflanzen und seine Ausbreitung auf den Samen verhindern. Vor allem würde die Durchführung einer Resistenzveredlung in hohem Grade durch die starke pathogene Variation des Schmarotzers und seine grossen und offenbar gut ausgenutzten Möglichkeiten zu Neukombinationen von Biotypen durch die perfekte Stufe *(Pleospora betæ)* in Frage gestellt werden. Die ungestörte Überwinterung von *Pleospora betæ* auf den Stengelresten der Samenpflanzen dürfte, wenn in diesem Punkte nicht direkte Bekämpfungsmassnahmen ergriffen werden, auch in Zukunft ein wesentliches Hindernis für einen erfolgreichen Kampf gegen die Krankheit darstellen.

Betreffs der Möglichkeiten, durch Bespritzen der Samenpflanzen mit fungiziden Mitteln der Krankheit vorzubeugen, haben die Versuche (Kap. V) gezeigt, dass solche Möglichkeiten in gewissem Ausmass bestehen. Durch verbesserte Technik und Mittel dürften in annehmbarer Zeit noch bessere Resultate zu erzielen sein. Die Aussichten, auf diesem Wege den Schmarotzer völlig auszurotten, erscheinen jedoch minimal. Dass Bekämpfungsmassnahmen dieser Art in grösserem Massstab praktisch durchführbar sind, wenn sie auch nicht unwesentliche Kosten verursachen, geht daraus hervor, dass Nikotinbespritzung gegen die Rübenblattlaus in den Samenzüchtungen seit langem gebräuchlich ist. In Blattlausjahren wäre eine kombinierte Insekten- und Pilzbekämpfung mit geeigneten Bespritzungsmischungen auch nicht ausgeschlossen.

Die wirksamste Bekämpfung wäre es m. E. jedoch, die sexuelle Stufe des Schmarotzers radikal auszurotten, nämlich die verhältnismässig leicht zu treffenden Ascusfruchtkörper von *Pleospora betæ*. Dies dürfte in verhältnismässig kurzer Zeit praktisch durchführbar sein und würde nicht so viel Kosten machen, wie jährlich wiederkehrende Bespritzung es auf die Dauer tut. Nach den vorliegenden Beobachtungen über den Krankheitsverlauf der Stengelfäule zu urteilen, würde man durch eine solche Massnahme gute Aussichten haben, das Übel mit der Wurzel ausrotten. Wie schon (S. 86) dargelegt, war es nämlich durch eine Zusammenstellung eigener Beobachtungen über die Ätiologie der Krankheit und die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Schmarotzers mit älteren Erfahrungen betreffs *Phoma betæ* möglich, mit recht grosser Wahrscheinlichkeit zu folgern, das die *Pleospora*ascosporen eine wesentliche, vielleicht die ganz dominierende Rolle bei der Bildung der primären Nekrosen auf den Samenpflanzen spielen. Die gegenwärtige starke und anscheinend noch zunehmende Ausbreitung der Stengelfäule in den Samenzüchtungen hängt vermutlich damit zusammen, dass sich das Infektionsmaterial (Pseudothecien von *Pleospora betæ)* hier nach und nach gehäuft hat. Die Züchtungen liegen zwar nicht Jahr für Jahr auf demselben Felde; in der Regel aber sind sie eine Reihe von Jahren auf demselben landwirtschaftlichen Betrieb stationär, was den Fortbestand und die fortschreitende Vermehrung des Schmarotzers sicherstellen dürfte. Es ist schliesslich nicht wahrscheinlich, dass die Ascusfruchtkörper sich auf anderen Substraten als auf den bei der Ernte zurückbleibenden Resten der Samenpflanzen bilden, weshalb eine sorgfältige Vernichtung dieser Reste genügen dürfte.

Die praktische Durchführung dieser Bekämpfungsmassnahme ist noch nicht durch Versuche erprobt. Grössere Schwierigkeiten scheinen nicht damit verbunden zu sein. Voraussetzung für ein zufriedenstellendes Ergebnis ist selbstverständlich, dass ausserdem nach dem Dreschen aller Abfall sofort verbrannt wird. Zwei Verfahren können für die komplettierende Behandlung

in Frage kommen. Einmal Bespritzung der im Boden stehengebliebenen Stengelreste mit Chemikalien, von denen indessen wahrscheinlich sehr starke Konzentrationen erforderlich sein würden, damit sie auf die subepidermal sitzenden Pseudothecienanlagen wirksam sind. Das zweite Verfahren, das sicherer und weniger zeitraubend erscheint, würde darin bestehen, dass man bei der Ernte die Samenpflanzen mit den Wurzeln herausrisse, statt sie, wie es jetzt geschieht, nur ein Stück über dem Boden abzuschneiden. An den Ort des Dreschens gebracht, könnten, falls das Dreschen der ganzen Pflanzen praktisch undurchführbar ist, die Wurzeln unmittelbar vor dem Dreschen abgehauen und zusammen mit dem übrigen Abfall verbrannt werden. Dieses Verfahren, dessen Durchführung im einzelnen durch methodologische Versuche festgelegt werden könnte, dürfte keine wesentliche Mehrarbeit gegenüber der jetzigen Erntemethode bedeuten.

LITTERATUR.

AFANASIEV, M. M. & MORRIS, H. E. 1942. Control of seedling diseases of sugar beets in Montana. — Phytopathology 32.

ARRHENIUS, O. 1923. Försök till bekämpande av betrotbrand. — Centralanst. för försöksväs. på jordbruksomr. Medd. nr 240.

—»— 1924. Förs. till bek. av betrotbrand. II Kalkningens och markreaktionens inflytande. — Ibid. Medd. nr 260.

—»— 1925. Förs. till bek. av betrotbrand. III Betning av utsädet. — Ibid. Medd. nr 277.

BARY, A. DE. 1870. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, III. Frankfurt.

BERCH, W. H. & WAGNER, E. C. 1940. A rapid method of testing the effects of fungicides on fungi in culture. — Phytopathology 30.

BJÖRLING, K. 1944. *Pleospora betæ* n. sp., die Schlauchfruchtform von *Phoma betæ* (Oud.) Fr. — Bot. Not. 1944.

BOLLE, P. C. 1924. Die durch Schwärzepilze *(Phæodictyæ)* erzeugten Pflanzenkrankheiten. — Diss. Utrecht.

BRANDENBURG, E. 1931. Die Herz- und Trockenfäule der Rüben als Bormangelerscheinung. — Phytopath. Zeitschr. 3.

—»— 1932. Die Herz- und Trockenfäule der Rüben — Ursache und Bekämpfung. — Angew. Botanik 14.

—»— 1940. Über die Grundlagen der Boranwendung in der Landwirtschaft. — Phytopath. Zeitschr. 12.

BUSSE, W & ULRICH, P. 1908. Die Herz- und Trockenfäule der Rüben. — Mitt. d. Biol. Reichsanst. 4.

BUSSE, W., PETERS, L. & ULRICH, P. 1911. Über das Vorkommen von Wurzelbranderregern im Boden. — Arb. d. Biol. Reichsanst. 8.

BÖNING, K. 1935. Die Einfluss der Mineralsalzernährung auf die Empfänglichkeit der Pflanze für Parasiten. — Proc. 6. Int. Bot. Congr. 2.

CHODAT, F. 1926. Recherches expérimentales sur la Mutation chez les Champignons. — Bull. Soc. Bot. Genève. Série 2. 18.

CHRISTENSEN, J. J. 1925. Physiologic specialization and mutation in *Helmintosporium sativum.* — Phytopathology 15.

DAVIS, W. C. 1941. Damping-off of longleaf pine. — Phytopathology 31.

DIMOCK, A. W. 1937. Observations on sexual relations in *Hypomyces Ipomoeæ.* — Mycologia 29.

DODGE, B. O. 1923. Origin of the central and ostiolar cavities in pycnidia of certain fungous parasites of fruits. Jour. Agric. Res. 23.

EDSON, H. A. 1915. Seedling diseases of sugar-beets and their relation to root-rot and crown-rot. — Jour. Agric. Res. 4.

FERDINANDSEN & BUCHWALD, 1936. Fysiogene Plantesygdomme. — København.

FISCHER, E. & GÄUMANN, E. 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. — Jena.

FRANK, A. B. 1892. Ueber *Phoma betæ,* einen neuen parasitischen Pilz, welcher die Zuckerrüben zerstört. — Zeitschr. Ver. Rüben z. Indus. 42.

—»— 1894. Zur Bekämpfung von *Phoma betæ.* — Ibid. 44.

—»— 1895. Neue Untersuchungen über *Phoma betæ.* — Ibid. 45.

—»— 1896. Bericht über Versuche zur Bekämpfung der Herz- und Trockenfäule im Jahre 1896. — Ibid. 46.

—»— 1898. Ueber die durch *Phoma betæ* verursachte Blattflecken- und Samenstengelkrankheit der Rüben. — Ibid. 48.

GRAM, E. & BOVIEN, P. 1942. Rodfrugternes Sygdomme. — København.

GREIS, H. 1940. *Macrosporium cladosporioides,* ein Erreger des Wurzelbrandes an der Zuckerrübe. — Phytopath. Zeitschr. 12.

GRIFFON, E. & MAUBLANC, A. 1909. Observations sur quelques maladies de la betterave. — Bull. Soc. Myc. France. 25.

—»— 1910. Nouvelles recherches sur la pourriture du coeur de la betterave. — Ibid. 26.

GWYNNE-VAUGHAN, H. C. I. & BARNES, B. 1937. The structure and development of the Fungi. — Cambridge.

GÄUMANN, E. 1925. Über die Herzkrankheit (Phyllonekrose) der Runkel- und Zuckerrüben. — Beibl. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 70.

GÄUMANN, E. & DODGE, C. W. 1928. Comparative morphology of fungi. — New York.

HANSEN, H. N. 1938. The dual phenomenon in imperfect fungi. — Mycologia 30.

HART, H. 1926. Factors affecting the development of flax rust. — Phytopathology 16.

HEALD, F. D. 1933. Manual of plant diseases. — New York.

HEDGCOCK, G. G. 1904. Proof of the identity of *Phoma* and *Phyllosticta* on the sugar beet. — Jour. Mycol. 10.

HIRSCH, H. 1937. Enkele opmerkingen over het hartrot van de suikerbiet. — Tijdschr. Plantenz. 43.

HOWARD, F. L. 1941. The bleeeding canker disease of hardwoods and possibilities of control. — Proc. eight W. Shade Tree Conf. 8. Ref. R. A. M. 1942.

HÖHNEL, F. v. 1920. Fragmente zur Mykologie 24. Mitt. — Sitz. b. Akad. Wissensch. Wien, Math.-nat. Kl. Abt. 1. Bd. 129.

ISENBECK, K. 1930. Untersuchungen über *Helmintosporium gramineum* im Rahmen der Immunitätszüchtung. — Phytopath. Zeitschr. 2.

JOHANNSEN, W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. — Jena.

KEITT, G. W. & LANGFORD, M. H. 1941. — A preliminary report on genetic studies on pathogenicity and the nature of saltation in *Venturia inæqualis*. — Phytopathology 31.

KENT, N. L. 1941. The influence of lithium salts on certain cultivated plants and their parasitic diseases. — Ann. appl. biol. 28.

KIRCHNER, O. v. 1923. Die Krankheiten und Beschädigungen unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 3 Aufl. — Stuttgart.

KNIEP, H. 1929. Vererbungserscheinungen bei Pilzen. — Bibliographia Genetica 5.

KRÜGER, F. 1893. *Phoma betæ* Frank, als einer der Erreger von Wurzelbrand der Rübenpflanzen. — Zeitschr. Ver. Rübenz. Indus. 43.

—»— 1894. Die bis jetzt gemachten Beobachtungen über Frank's neuen Rübenpilz *Phoma betæ*. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 4.

KRÜGER, W. & WIMMER, G. 1909. Über die Herz- und Trockenfäule der Zuckerrüben. — Zeitschr. Ver. Deutsch. Zuckerindus. 640.

—»— 1929. Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. — Mitt. d. Anhalt. Versuchsstat. Bernburg. 65.

KRÜGER, W. 1920. Über die Ursache der Herz- und Trockenfäule der Rüben. — Landw. Versuchsstat. 95.

—»— 1922. Über den Einfluss der Bodenreaktion auf die Pflanze. — Die Ernährung der Pflanze 18.

KRÜGER, E, 1940. Untersuchungen über den Einfluss von Elektrolyten und Nichtelektrolyten auf die Sporangienkeimung und die Differenzierung der Zoosporen bei *Phytophthora infestans*. — Arb. d. Biol. Reichsanst. 23.

LEACH, L. D. 1941. Seedling diseases of sugar beet. — Sug. Beet Bull. 5.

MC CALLAN, S. E. A. & WELLMAN, R. H. 1942. Fungicidal versus fungistatic. — Contr. Boyce Thompson Inst. 12.

MOURASHINSKY, K. E. 1942. Control of diseases of sugar beet in the eastern districts. — Publ. Off. People's Comm. Agric. U. S. S. R. Ref. R. A. M. 1943.

MURPHY, H C. 1935. Physiologie specialization in *Puccinia coronata avenæ*. — U. S. Agric. techn. Bull. 433.

MÜNCH, E. 1929. Über einige Grundbegriffe der Phytopathologie. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 39.

NANNFELDT, J. A. 1932. Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. — Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. IV vol. 8 nr 2.

NIELSEN, O. 1933. Forsøg med Bekæmpelse av Skulpesvamp. — Tidsskr. f. Planteavl. 39.

NIELSEN, L. W. & WILLIAMSON, C. E. 1942. The composition and field performance of some silver sprays. — Phytopathology 32.

NIETHAMMER, A., 1932. Landwirtschaftlich-biologische Studien mit Nickel- und Cyanverbindungen. — Wiss. Arch. Landwitrsch. A. 4.

OUDEMANS, C. A. I. A. 1877. Aanwisten voor de flora mycologica van Nederland van Juli 1875 tot Juli 1876. — Nederland Kruidk. Arch. 2.

PALM, B. T. 1934. Undersökningar över betrotbrandens svampar. — Svenska Sockerfabr. dir. förh. 1934.

PETERS, L. 1911. Über die Erreger des Wurzelbrandes. — Arb. d. Biol. Reichsant. 8.

Pool, V & Mc Kay, M. B. 1915. *Phoma betæ* on the leaves of the sugar beet. — Jour. Agric. Res. 4.
Prillieux, E. 1891. La pourriture de la betterave. — Bull. Soc. Myc. France 7.
—»— & Delacroix, G. 1891. Complément à l'étude de la maladie du coeur de la betterave. — Ibid. 7.
Rabenhorst, L. 1887. Kryptogamenflora Bd. 1 Abt. 2. — Leipzig.
Raymond, J. R. 1934. Contribution à la connaissance cytologique des Ascomycètes. — Le Botaniste 26.
Roberts, J. W. & Pierce, L. 1932. Zinc-lime: a fungicide for the peach. — Phytopathology 26.
Rostrup, E. 1894. *Phoma*-angriff bei Wurzelgewächsen. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 4.
Schaffnit, E. & Volk, A. 1927. Über den Einfluss der Ernährung auf die Empfänglichkeit der Pflanzen für Parasiten l. — Forsch. a. d. Geb. d. Pflanzenkrankh. 3.
Schander, R. 1904. Über die physiologische Wirkung der Kupfervitriolkalkbrühe. — Landw. Jahrb. 33.
—»— & Fischer, W. 1915. Zur Physiologie von *Phoma betæ*. — Ibid. 48.
Schmidt, M. 1935. *Venturia inæqualis* IV. Weitere Beiträge zur Rassenfrage beim Erreger des Apfelschorfes. — Gartenbauwiss. 9.
Sharp, L. W. 1934. Introduction to cytology. 3rd Ed. — New York.
Sorauer, P. 1928. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd II. Teil l. — Berlin.
Stakman, E. C. & Aamodt, O. S. 1924. The effect of fertilizers on the development of stem rust of wheat. — Jour. Agric. Res. 27.
Stakman, E. C. 1936. The problem of specialization and variation in phytopathogenic fungi. — Genetica 18.
Tulasne, L. R. 1862. Selecta fungorum Carpologia II. — Paris.
Verona, O & De Marchi, I. 1939. Verträgligkeit von *Phoma betæ* Frank gegen Bor. — Ann. Fac. agr. Pisa. Ref. R. A. M. 1942.
Vogt, E. 1923. Methoden der Schädlingsbekämpfung. — Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 59.
Yarwood, C. E. 1941. Sporulation injury associated with downy mildew infections. — Phytopathology 31.
—»— 1943. Onion downy mildew. — Hilgardia 14. Ref. R. A. M. 1943.
Zimmermann, A. 1927. Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. *Sclerotinia, Monilia* und *Botrytis*. — Centralbl. f. Bakt. Abt. II. 69—70.
Åstrand, H. 1936. Bor till sockerbetor. — Odlarmedd. nr 12 från Svenska Sockerfabriks Aktiebolaget.
